N° d'ORDRE
408

THÈSES

PRÉSENTÉES
DEVANT LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR
LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel RIMET

PREMIÈRE THÈSE

Contribution à l'étude des réactions motrices de Daphnia pulex de Geer à la lumière blanche

DEUXIÈME THÈSE

Proposition donnée par la Faculté

Soutenues le 3 Février 1966 devant la Commission d'examen

Mlle O. TUZET	Président
MM. R. MARTY	Assesseurs
L. EUZET	
G. RICHARD, Prof. à la Faculté des Sciences de Rennes	Invité

N° d'ORDRE
408

THÈSES

PRÉSENTÉES
DEVANT LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR
LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel RIMET

PREMIÈRE THÈSE

Contribution à l'étude des réactions motrices de Daphnia pulex de Geer à la lumière blanche

DEUXIÈME THÈSE

Proposition donnée par la Faculté

Soutenues le 3 Février 1966 devant la Commission d'examen

Mlle O. TUZET	Président
MM. R. MARTY	Assesseurs
L. EUZET	
G. RICHARD, Prof. à la Faculté des Sciences de Rennes	Invité

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

E R R A T A

Aux endroits indiqués ci-dessous, il convient de lire respectivement :

. P. 16, l. 4 : turbulence
. P. 18 : supprimer la 18ème ligne à partir du bas.
. P. 19, l. 24 : évaluation
. P. 26, l. 13 (à partir du bas) .....si I_n varie....
. P. 29, l. 4 : ....phase (et non face)
. P. 29, l. 10 (avant la fin) :.... nous permettront .....
. P. 30, l. 16 (à partir du bas) :....progressive (et non progessive)
. P. 35, l. 10 (à partir du bas) : ... aucun support anatomique (et non:rapport)
. P. 39, l. 1 : ..... est supérieure.....
l. 3 : il y a entre la rétroprogression et la rétrogradation (rayer:ces deux aspects de la photocinèse)
l. 15 (à partir du bas) : ... lors de la première
. P. 46, l. 18 : ... dans un cas comme dans l'autre
. P. 47, l. 17 : ... il y a extinction du rythme...
. P. 49, l. 10 : ... réflexe photodorsal avec des... (et non vers)
. P. 53, l. 14 : lire 6° et non 5°
. P. 55bis, légende 1ère figure, lire : courbes d'adaptation de Viaud-Médioni
. P. 58, l. 20 (à partir du bas) mettre un point après photocinèse
. P. 60, l. 10 : ... cependant (et non dépendant)
. P. 61, légende:il faut lire mn et non mm
. P. 68, l. 17 : ... résultats suivants, pour des animaux préalablement désadaptés
. P. 70, au bas , remplacer 36ème par 30ème et 1,75 par 2,75 etc...
. P. 70 bis, : ... a) Génostrychnine.... b) Largactil
. P. 72, l. 22 (avant la fin) : qui semblent ...
. P. 77, l. 9 (avant la fin) : adaptatif (et non adaptif)
. P. 81, l. 4 avant la fin : mettre un point virgule à la fin de la ligne
. P. 83, l. 9 : ... intensité de l'éclairement (et non densité)
. P. 87, l. 4 : ... statistique (et non statique)
. P. 91, l. 8 : ... d'une part (et non:d'autre part)
. P. 92, l.23 : ... intense par rapport à un animal
. P. 93, l. 4 : avant la fin : ... qui amène l'animal...
. P. 99, l. 7 (avant la fin) : ... il y ait un lien...
. P. 105, l. 14 (avant la fin) : ...rétrogradation (et non rétroprogression)
l. 19 (avant la fin) : ... qu'il aura manifesté (et non qu'elle)
A la fin de l'alinéa ajouter ceci : ceci n'est valable qu'en faisant abstraction du facteur temps et en particulier des rythmes nycthéméraux et saisonniers.
. P. 106, l. 9 : ...les stimuli exogènes
. P. 108, l. 19 : ... JENNINGS
. P. 109, l. 11 : mécanicisme ... (et non mécanisme)
l. 16 : ...sans aller (et non selon)
. P. 114, L. 3 : ... the orientation of ants (et non arts)
. P. 115, l. 12 à rayer
l. 18 .... k ... (et non K)
. P. 116, l. 4 (à partir du bas) : varier (et non verier)
. P. 117, l. 6 :... pour que e_x soit ...
l. 10 : exponentielle (et non exponantielle)
l. 21 $\Phi_{60} = \Phi_{0}e^{-60k}$

FACULTÉ DES SCIENCES DE MONTPELLIER

Liste des Professeurs

DOYEN

B. Charles

ASSESSEURS

R. Jouty
J. Falgueirettes

DOYEN HONORAIRE

P. MATHIAS

PROFESSEURS HONORAIRES

R. Jacques — E. Turrière
M. Casteras — J. Soula
E. Carrière — G. Denizot
J. Granier

PROFESSEURS TITULAIRES

M. Mousseron	Chimie Organique
M. L. Emberger	Botanique
M. Ch. Bouhet	Physique
M. P. Mathias	Zoologie et Biologie Générale
M. J.P. Roig	Physique
M. P. Chatelain	Minéralogie et Cristallographie
Mlle O. Tuzet	Zoologie
Mlle G. Cauquil	Chimie
M. J. Salvinien	Chimie - Physique
M. G. Couchet	Mécanique Supérieure
Mlle A.M. Vergnoux	Physique
M.J. Avias	Géologie
M. P. Vieles	Chimie
M. J. Rabinovitch	Physique (C.S.U.P.)
M. E. Kahane	Chimie Biologique
M. J.J. Moreau	Mécanique Rationnelle
M. B. Charles	Mathématique Pures
M. J. Motte	Biologie Végétale
M. R. Jouty	Physique
M. P. Dumontet	Physique
M.R. Legendre	Zoologie
M. I. Assenmacher	Physiologie Animale
M. A. Casadevall	Chimie Organique
M. B. Pistoulet	Physique
M. Ch. Roumieu	Analyse Supérieure
M. A. Poitier	Chimie Minérale
M. R. Lafont	Physique
M.R. Jacquier	Chimie
M. J. Falgueirettes	Minéralogie
Mme J. Charles	Mathématiques
M. P. Caillon	Physique
M. J. Rouzaud	Chimie
M. Ch. Sauvage	Botanique
M. H. Christol	Chimie (E.N.S.I.)
M. A. Martineau	Mathématiques

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Mme M. L. de Poucques	Botanique (C.S.U.P.)
M. P. Muraour	Géophysique Appliquée
Mme M. Lafon	Mathématiques
M. M. Mattauer	Géologie
M. G. Tourne	Chimie
M. L. Euzet	Zoologie (C.S.U.P.)
M. J. Rémy	Géologie
Mme G. Vernet	Biologie Animale
M. H. Andrillat	Astronomie
M. P. Demangeon	Géologie
M. A. Bonnet	Botanique
M.A. Savelli	Physique
M. G. Deloupy	Physique
M. L. Grambast	Botanique
M. J.P. Lafon	Mathématiques
Mme Ch. Duboul-Razavet	Géologie (C.S.U.P.)
M. E. Groubert	Physique
Mme H. Guastalla	Biologie Physico-Chimique

MAITRES DE CONFERENCES

M. A. Steiner	Psychophysiologie
M. G. Lamaty	Chimie
M. R. Gaufres	Chimie
M. F. Proust	Géologie
M. A. Bassompierre	Physique
M. R. Marty	Physiologie Animale
M. M. Maurin	Chimie
M. J.J. Soulier	Chimie (C.S.U.P.)
M. J. Paris	Biologie Animale (C.S.U.P.)
Mlle A. Baillette	Mathématiques (C.S.U.P.)
M. N. Roby	Mathématiques (C.S.U.P.)
Mlle N. Pireyre	Physiologie Végétale
M.P. Molino	Mathématiques
M. L. Cecchi	Physique
M.F. Durand	Chimie (C.S.U.P.)

CHARGES D'ENSEIGNEMENT

M. Lefranc M.	Mathématiques
M. A. Sturer	Mathématiques
M. G. Bougnot	Physique

SECRETAIRE PRINCIPAL

M. E. Siau

AVANT-PROPOS

Les recherches qui font l'objet du présent mémoire ont commencé en 1958 au Laboratoire de Psychologie animale du Professeur VIAUD, à la Faculté des Sciences de Strasbourg. Interrompues pendant plusieurs mois, pour des raisons indépendantes de ma volonté, elles furent reprises en 1959 et menées à bien à la Faculté des Sciences de Montpellier au laboratoire de Zoologie de Melle le Professeur TUZET, sous le parrainage de Mr Gaston RICHARD, Professeur à la Faculté des Sciences de Rennes.

Au début de ce travail, je tiens à remercier tous ceux qui m'ont assuré leur précieux concours :

J'adresse, en premier lieu, l'expression de ma gratitude à Melle le Professeur TUZET qui m'a accordé une place dans son laboratoire et m'a permis par son aide essentielle sur le plan matériel d'effectuer mes recherches dans les meilleures conditions possibles. Je la remercie également d'avoir été pour moi un directeur de recherches compréhensif, bienveillant et compétent.

J'exprime en outre, ma bien vive gratitude à Mr le Professeur RICHARD, pour s'être intéressé, dés le début, à mes recherches, pour avoir accepté de les diriger, comme parrain, dans le cadre du CNRS et s'être acquitté de cette tâche avec beaucoup de dévouement. Je le remercie également de ses conseils éclairés et de ses encouragements.

Je dois à Mr KAYSER, Professeur à la Faculté de Médecine de Strasbourg d'avoir été suffisamment documenté sur l'action des substances pharmacodynamiques et lui exprime ici ma reconnaissance.

J'adresse en outre mes remerciements amicaux à Mr STEINER, actuellement Professeur associé à la Faculté des Sciences de l'Université de Montréal, pour ses indications fort utiles en matière de Psychophysiologie générale.

Enfin, je n'aurai garde d'oublier que c'est Mr le Professeur VIAUD (décédé en Décembre 1961) qui m'a initié à ce qu'il appelait la "science des tropismes" et m'a permis de commencer à son laboratoire, mes recherches expérimentales, avec l'aide, fort sympathique, de son assistant Mr J. MEDIONI, actuellement Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse. Les quelques divergences de vue qui se sont manifestées entre lui et moi sur le plan doctrinal n'ont rien oté à la reconnaissance et à l'admiration que j'ai toujours éprouvées pour ce maître, dont je tiens à rappeler ici le souvenir. Qu'il me soit permis d'exprimer, en cette circonstance, un hommage reconnaissant à sa mémoire.

Pour terminer, j'adresse à MM. les Professeurs EUZET et MARTY l'expression de toute ma reconnaissance pour s'être intéressés à mes travaux et avoir accepté de faire partie de mon jury.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548305_0005

INTRODUCTION

Il peut sembler téméraire, à première vue, d'entreprendre une étude sur le "phototropisme" des Daphnies. Tant de recherches ont déjà été effectuées en pareille matière, notamment par ALVERDES (1923), BECHER (1923), CLARKE (1930), EWALD (1912), MOORE (1912), SCHULZ (1928), VON FRISCH (1913), VIAUD (1938 et 1950) et finalement RINGELBERG (1964), pour ne citer que quelques noms.

Cependant, du fait qu'il subsiste un certain nombre de divergences de vue en la matière(1), nous avons pensé qu'il était utile de faire connaitre à notre tour notre point de vue sur cette intéressante question. Il semble en effet que les auteurs précités se soient bornés, pour la plupart, à une phénomènologie un peu trop superficielle sans chercher à expliquer le mécanisme intime des réactions photiques, actuellement encore, fort mal connues.

C'est un des mérites de VIAUD d'avoir posé le problème de l'étiologie du comportement à l'égard de la lumière ; cet auteur distingue : les facteurs internes liés à la personnalité biologique de l'animal lui-même, et les facteurs externes. Ces derniers sont liés étroitement aux stimuli et comprennent essentiellement :

1°)Les conditions de l'environnement thermique.
2°)La direction générale des rayons et le sens du rayonnement.
3°) L'éclairement stimulant
4°)Le gradient d'éclairement.
5°)Les corps dissous.

Quant aux facteurs internes, ils seraient (toujours pour utiliser la classification et la terminologie de VIAUD) au nombre de quatre :

1°) Le signe primaire positif qui est la tendance latente à se trouver vers la lumière, tendance qui s'actualise dés que les conditions le permettent ; c'est un "facteur" invariable, un "quid proprium" de l'organisme phototropique.

2°)La capacité photopathique, qui est la manière dont les animaux supportent la lumière d'expérience et s'y adaptent.

3°)L'impulsion photocinètique, qui désigne les effets locomoteurs produits par la lumière chez les animaux.

4°)L'Inhibition (l'inverse du précédent) qui a un effet de ralentissement sur la cinèse.

Il s'agit là de grandeurs fictives, impossibles à mettre en évidence expérimentalement (à part la seconde) et qui ne sont utilisées que pour la commodité du langage. Il semble à priori qu'il soit impossible de les dissocier, et à plus -

---

(1) c'est ainsi que VIAUD croyait en l'existence d'un "optimum" lumineux ou "photopreferendum" de caractère absolu, alors qu'au contraire CLARKE et EWALD soulignaient le caractère labile de cette dernière donnée .

forte raison, de les exprimer sous une forme quantitative. Ce qui est certain c'est qu'on objective mal ces données qui sont plutôt des abstractions philosophiques. Malheureusement il est indéniable que, tant qu'une analyse systématique n'aura pas mis en évidence les véritables facteurs de la photocinèse, et défini de façon précise la nature de celle-ci, l'usage des catégories de VIAUD apparaitra comme légitime, au moins à titre transitoire.

Selon RICHARD (1950) ces facteurs peuvent servir de base de discussion et être transposées des Daphnies aux Planaires, et des Planaires aux insectes, en particuliers aux Termites (Calotermes flavicolis). Cet auteur estime que la "capacité photopathique" est la valeur de l'éclairement au "point de polarisation nulle" (que VIAUD appelle par ailleurs "photopreferendum" et qu'on pourrait appeler tout aussi bien "point de neutralité photocinètique", et que par conséquent, on ne peut le considérer comme un "facteur" au même titre que le signe primaire, mais plutôt comme une simple valeur particulière, caractéristique des réactions de l'animal à la lumière. A cet égard, nous pousserons encore plus loin la critique en affirmant qu'aucune des données précitées, énumérées par VIAUD, ne peut être considérée comme un "facteur" ; il s'agit là plutôt de quatre données immédiates, qualitatives, des réactions motrices à la lumière. On pourrait dire encore que ce sont quatre "composantes", qui, par leur jeu antagoniste, définissent le comportement photocinètique. On peut toujours mettre en evidence, comme autant d'aspects différents du "phototropisme", les facteurs énumérés et définis par VIAUD, soit de façon absolue, soit sous une forme différentielle.

Le terme "facteur", réservé à l'étiologie, est donc ici mal choisi, car on n'explique absolument rien en disant que "l'opium fait dormir parce qu'il a une vertu dormitive". Il semble d'ailleurs que RICHARD (1950) n'approuve pas davantage cette terminologie en parlant des "facteurs" internes énumérés par VIAUD puisqu'il place constamment ce terme entre guillemets.

Comme facteurs internes, on devrait plutôt citer : l'âge des individus, la qualité de l'espèce choisie, la constante individuelle (où l'identité) de l'individu choisi, la qualité relative des composés alcalins ou alcalino-terreux dans l'hémolymphe, le pH de l'hémolymphe, le rôle des hormones, ainsi qu'une certaine polarisation électrique des cellules photo-sensibles. Ce dernier facteur semble conditionner très étroitement les réactions d'orientation et de photocinèse.

Parmi les "facteurs" externes en cause, chez les animaux aquatiques, comme VIAUD l'a déjà dit, il convient de souligner le rôle important joué par le pH du milieu et aussi par les métaux alcalins et alcalino-terreux dont les sels sont dissous dans l'eau. On sait en effet, en particulier depuis les travaux de E. BACHRACH (1948) sur la labilité des constantes bio-thermiques, et ceux de REINBERG (1955) sur le rôle du potassium en biologie (pour ne citer que ces auteurs) que l'excitabilité nerveuse est amplement conditionnée par la présence dans le sang ou l'hémolymphe, de métaux tels que : K, Ca, Mg ; il est, dés lors, facile d'imaginer quels rôles ces corps peuvent jouer dans

la photocinèse. On sait en outre que, si on ajoute un acide quelconque au milieu aquatique, les animaux qui évoluent dans ce milieu présentent un "phototropisme" plus net, bien plus souvent positif, et sont comme "embrochés" par les rayons lumineux. Dans cet ordre d'idées, LOEB (1904)a suffisamment montré l'action sensibilisatrice, au moins momentanée, des acides, pour qu'il soit inutile d'y insister. Il importe donc, avant d'entreprendre une étude sur le "phototropisme" de bien connaitre le pH du milieu aquatique où vivent les animaux que l'on doit soumettre à l'expérience. Ajoutons enfin à la liste des facteurs externes, les variations de pression, dont Bohn (1940) a montré le rôle dans le "phototropisme" des Copépodes.

A tous ces facteurs habituels et permanents peuvent s'ajouter des facteurs occasionnels qui dépendent essentiellement des conditions dans lesquelles s'effectue l'opération expérimentale. Au moment où l'on effectue celle-ci, il importe de soumettre l'animal que l'on étudie à des facteurs aussi peu nombreux et aussi simples que possible, afin d'analyser son comportement ou, plus exactement, de scruter la véritable physionomie de celui-ci. Mais ce souci d'analyse et de simplicité doit naturellement être limité par la nécessité de respecter l'intégrité biologique de l'individu et le souci de ne pas s'éloigner outre mesure des conditions naturelles, faute de quoi on risque de voir apparaitre des phénomènes pathologiques, voire des comportements tératologiques susceptibles de déformer, de façon permanente, la personnalité biologique de l'individu. C'est en vertu de ce principe que nous nous sommes borné à l'étude des réactions motrices en lumière blanche, laquelle est toujours plus proche de la lumière du jour, que les lumières monochromatiques, quelle que soit sa température de couleur. C'est en fonction de cette manière de voir que nous avons fait ressortir le rôle du conditionnement des animaux par leur milieu naturel. C'est la raison pour laquelle nous avons expérimenté avec des sujets prélevés dans la Na.ure depuis peu de temps, attendu que des animaux ayant séjourné trop longtemps en aquarium peuvent, du fait de l'extinction, au moins partielle, du conditionnement naturel, manifester un comportement tout différent et plus ou moins dénué d'intérêt.

Nous avons évité ensuite, autant que faire se pouvait, l'emploi du mot "phototropisme" dans ce travail, suivant en celà l'exemple de certains auteurs allemands modernes qui réservent l'utilisation de ce terme aux formes fixées de la série animale ainsi qu'aux espèces végétales . Ces espèces, en effet, ne manifestent que de simples réactions d'orientation, déclenchées et entretenues par l'excitant lumineux et qui ont un caractère permanent, du fait qu'elles durent tant que persiste l'excitation photique qui leur a donné naissance. C'est le cas de l'héliotrope qui oriente sa fleur vers le Soleil depuis le lever jusqu'au coucher de cet astre. Par extension de sens, on a également désigné sous le vocable de "phototropisme" un ensemble de phénomènes de comportement manifestés par les formes non fixées de la série animale, et très différents des précédents ; ils comprennent : a) des réac-

tions axiales d'orientation (ou réflexes de posture).- b) des réactions de locomotion (dirigées ou non).

Ces réactions ont, la plupart du temps, un caractère transitoire et cessent au bout de quelques minutes, dés qu'un certain équilibre est atteint. La locomotion (dirigée ou non) appartient à ce type ; il en est de même des réactions axiales dans les conditions naturelles. Selon BOHN (1940), dans les tropismes, la force agissante reste constante ; quant à la sensibilité différentielle, elle ne se manifeste que lorsqu'il y a variation de la force agissante. On pourrait ajouter que les tropismes se manifestent toujours par la même réponse, quelle que soit l'intensité, pourvu que celle-ci soit supérieure à un certain seuil, selon l'opinion la plus communément répandue. Or, dans la Nature, ce sont les espèces végétales et les espèces animales fixées qui sont le plus communément soumises à des éclairements constants pendant la manifestation de ces tropismes. Pour les espèces non-fixées de la série animale, et plus spécialement pour les espèces aquatiques, en raison de la densité optique de l'eau, il n'y a pour ainsi dire, jamais de constance dans l'éclairement d'excitation, surtout lorsque les animaux observés se déplacent.

Dans de telles conditions, nous avons estimé abusif l'emploi du même vocable pour désigner des phénomènes apparemment aussi différents. Nous avons préféré utiliser des termes plus précis pour désigner des réactions motrices aussi différentes l'une de l'autre que le sont l'orientation axiale et la locomotion provoquée par la lumière (photocinèse). On verra, dans la suite de ce travail que les résultats auxquels nous avons abouti mettent en évidence le fait que les réactions de locomotion et celles de posture sont trop différentes les unes des autres pour être désignées par le même terme général. Enfin, nous devons préciser les aspects du problème que nous avons estimés les plus intéressants :

En premier lieu, nous inspirant de l'exemple de Richard (1950) nous avons fait ressortir le rôle de l'anatomie sensorielle dans les réactions motrices et lui avons consacré un court chapitre.

En second lieu, nous avons procédé à l'observation et à la description des réactions motrices d'individus (isolés ou en population) en nous abstenant de toute mesure, et de toute étude quantitative.

Ensuite, nous avons étudié systématiquement le comportement moteur de populations d'animaux - afin d'éliminer le plus possible les variantes individuelles et momentanées - en fonction :

a) de la valeur de l'éclairement.
b) de l'intensité du gradient lumineux, sous toutes ses formes.

Enfin, nous avons essayé de dissocier le comportement qu'on a appelé (à tort peut-être ?) polyphasique, de la photocinèse proprement dite, et de montrer : a) que lorsqu' une telle dissociation est réalisée par des procédés artificiels (substances pharmacodynamiques, neuroleptiques par exemple) la

photocinèse se réduit à une réaction très simple. - b)que le comportement polyphasique n'a pas en réalité l'importance que lui attribuèrent certains auteurs, tels que VIAUD (1938) et MEDIONI (1960) du fait qu'en général il n'est pas de nature photique et qu'il masque l'aspect véritable de la photocinèse.

Ajoutons que, chaque fois que nous avons procédé à l'étude du comportement photocinètique, nous avons envisagé deux cas bien distincts :

a)Les animaux sont, en début d'expérience, adaptés à la lumière du jour.
b)Les animaux ont été totalement désadaptés à la lumière par une obscuration suffisante.

Telles sont les grandes lignes de notre étude dont les conclusions contiennent des hypothèses basées sur nos résultats acquis et relatives à la nature même des réactions dont nous avons entrepris l'analyse.

MATÉRIELS ET SUBSTANCES

Matériel vivant.

Nous avons utilisé des individus de l'espèce Daphnia pulex pêchés dans la Nature et conservés en aquarium moins de trois jours. Nous avons exclu les animaux d'élevage et les individus de petite taille, sauf dans les cas exceptionnels. Les réactions des jeunes Daphnies peuvent être fort différentes de celles des adultes.

Appareillages.

1°) - Le dispositif expérimental le plus couramment utilisé au cours de nos recherches est le suivant :
Il se compose essentiellement : a) d'une boite à lumière destinée à émettre un faisceau cylindrique de lumière blanche ; cette boite, noircie intérieurement, afin d'éviter l'intervention de la lumière parasite réfléchie par les parois, comporte une lentille convergente de 15cms de diamètre ; une lampe de projection fixe de 100 où de 200 watts, qui a un filament presque ponctuel situé au foyer de la lentille précitée ; cette lampe émet une lumière blanche bien définie par sa température de couleur de 3100°K.

b) d'une cuve en "plexi" parallélipipédique (60x10x10) ayant de bonnes propriétés optiques et destinée à contenir le milieu aquatique où évolueront les animaux soumis à l'expérience ; celui-ci est de l'eau dont le pH est de 7,15 et dans laquelle nous trouvons les quantités suivantes de corps dissous :

- NaCi : 80 mgr/1 - MgO : 74 - CaO : 135 - NO3H : traces - SO4H2 : 26 mgr/1

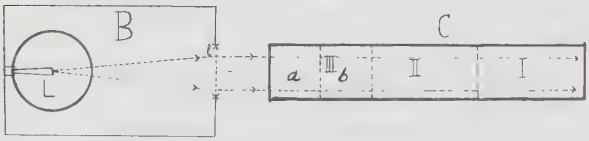
La section du faisceau cylindrique est réduite à la sortie de la boite à lumière par un diaphragme en papier noir, collé sur la boite, et comportant une embrasure carrée de 10x10, à la mesure de la section droite de la cuve, de manière à ce que celle-ci soit illuminée en tous les points et qu'aucun pinceau lumineux ne passe à l'extérieur de la cuve sans l'avoir traversée au préalable sur toute la longueur. Nous avons choisi une lumière parallèle, car le champ lumineux qu'elle définit en milieu aquatique est pourvu d'un gradient dont la loi mathématique est simple (loi de Berr-Lambert). Nous n'avons pu effectuer, faute d'appareillage suffisant, de mesures photomètriques très précises ; tout ce que nous pouvons dire, c'est que l'intensité lumineuse, à la sortie de la cuve, représente à peu prés la moitié de l'intensité à l'entrée. L'absorption lumineuse par l'eau n'est donc pas négligeable ; ajoutons que cette absorption est légèrement sélective, puisqu'on sait que l'eau absorbe à peu prés la totalité des rayons rouges et infra-rouges et que c'est dans le bleu que l'absorption est la moindre.

Toutefois il se trouve que les rayons rouges n'ont que peu d'action sur les Daphnies, comme Viaud l'a mis en évidence ; on peut donc raisonner comme si l'absorption était relativement faible. Nous avons complété cet appareillage, d'abord en inscrivant sur chacune des deux faces latérales deux petits traits verticaux à l'encre de Chine, distants entre eux et de chacune des deux faces transversales respectivement, de 20 cms ; ainsi ces deux traits partagent virtuellement notre cuve en trois régions égales : les régions I, II et III comme l'indique la figure. D'autre part, si l'on considère l'un des traits gravés sur l'une des faces latérales et son homologue sur l'autre face, il est relativement facile de les placer tous deux sur notre ligne de mire en alignement, de telle sorte qu'il soit alors possible de repérer le nombre d'animaux qui passent d'une région de la cuve dans une autre.

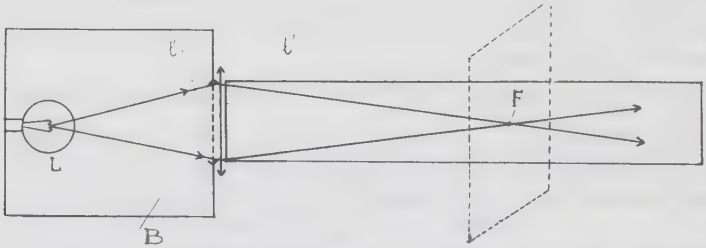
Selon les besoins de notre expérimentation, nous avons jugé utile dans un cas déterminé, d'interposer entre la cuve et la boite à lumière un porte-filtres destiné à recevoir des filtres neutres, de type Wratten, plus ou moins absorbants. Le coefficient de transmission pour ces filtres est :

pour le N010 : 80% - N020 : 63% - N030 : 50% - N040 : 40% - N050 : 32% N060 : 25% - N070 : 20% .

Pour une étude du gradient, nous avons remplacé le porte-écrans E par une lentille convergente qui transforme le faisceau cylindrique en un faisceau



B : boite à lumière
L : lampe à filament quasi ponctuel
l : lentille collimatrice
C : cuve expérimentale où sont introduits les animaux
I, II, III, : régions de la cuve que l'on affecte respectivement des coefficients



conique. Cette lentille a 10 cms de diamètre, et 14 cms de distance focale. Il faut prévoir toutefois qu'en raison de l'indice de réfraction de l'eau, cette distance focale "se dilate" en milieu aquatique, de telle sorte qu'il faut situer le plan focal à 18 cms de la lentille.

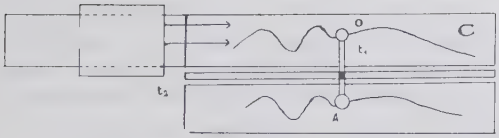
2°) - Pour l'étude du réflexe photodorsal, nous avons utilisé une cuve-cristallisoir de 34 cms de diamètre en "plexi" dont le fond est parfaitement plat et qui repose sur une plaque de verre horizontale. Sur l'axe de symétrie (vertical) de la cuve, on place deux lampes électriques à filament, de même puissance, l'une en dessous de la cuve et l'autre en dessus, à peu près à la même distance du plan horizontal moyen (soit 15 cms); le cristallisoir où sont placés les animaux d'expérience reçoit de l'eau sur une hauteur de 5 cms environ. Nous plaçons un ventilateur à côté de la lampe de manière à créer un brossage de l'air ambiant, mais en le disposant de telle sorte qu'il n'agite pas l'eau de la cuve.

Ainsi le milieu aquatique expérimental demeure à la même température du début de l'expérience à la fin. Un commutateur, dit de "double allumage" (inverseur) est placé sur un circuit électrique, de telle sorte qu'une seule des deux lampes est toujours allumée et qu'il permet l'extinction de l'une au moment précis ou l'autre est mise sous tension. Chaque lampe, d'une puissance de 150 Watts, donne une lumière blanche d'une température de couleur de 2850°K.

3°) - Nous avons aussi étudié la photocinèse lorsque la lumière excitatrice pénétre sous la forme d'un faisceau cylindrique dans le milieu aquatique par la partie supérieure de celui-ci et sous un angle d'incidence voisin de l'incidence rasante (90°=i).

Pour ce faire, nous avons repris notre cuve parallélipipédique, que nous avons entouré, sur les faces latérales, de papier noir, pour éviter la pénétration dans le milieu aquatique, de rayon parasites. La cuve est remplie jusqu'aux bords, et en prolongement du niveau de l'eau se trouve une planchette horizontale en bois noirci, sur laquelle nous plaçons la boite à lumière donnant un flux parallèle. Il est toujours possible d'incliner cette boite à lumière de 85 à 90° par rapport à la verticale.

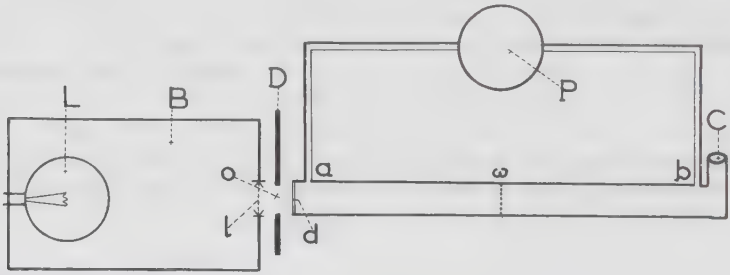
Nous avons réalisé l'enrégistrement de la projection horizontale de la trajectoire de nos animaux, en posant sur la partie supérieure de notre cuve une plaque rectangulaire de verre transparent. Un œilleton à double réticule O permettant d'examiner un animal à la verticale, peut glisser librement sur cette plaque et s'y appuyer. Cet œilleton est solidaire d'une tige métallique mobile mais qui, grâce à un courseur double C2, qui glissent le long d'une autre tige fixe, parallèle à la direction longitudinale de la cuve, se déplace toujours perpendiculairement à celle-ci ; à son extrémité peut être fixé un petit crayon vertical A dont le déplacement permet, par le frottement contre une feuille de papier blanc, d'enrégistrer une courbe qui n'est autre que la projection sur un plan horizontal des mouvements de l'animal examiné.



4°) - Nous avons réalisé de deux façons différentes un champ lumineux sans gradient d'intensité. Le premier appareillage se présente de la façon suivante :

Un tube cylindrique en verre "pyrex" transparent, rempli d'eau, de 50 cms de longueur sur 3 cms de diamètre, est fermé à une extrémité par un petit disque en verre optique, par où pénétrent les rayons lumineux. L'autre extrémité se termine par une partie coudée C ouverte vers le haut, ce qui permet d'introduire de l'eau et des animaux dans le tube. Celui-ci est maintenu horizontalement par des supports. C'est donc un tube de Viaud légèrement modifié par les particularité suivantes :

Une pompe à main P peut, par l'intermédiaire d'une tubulure en caoutchouc s'adaptant sur deux tubulures creuses a et b, qui communiquent avec l'intérieur du tube, établir un courant d'eau dans celui-ci. La pompe à eau doit être trés maniable et réversible et les tubulures a et b doivent être aussi proches que possible des extrémités du tube expérimental. Le disque en verre d est dans un plan normal à la direction des génératrices du tube. Une boite à lumière B est constituée par un coffret en bois, noirci intérieurement, du même type que le précédent, mais avec une lentille collimatrice de 3 cms de diamètre seulement, au foyer de laquelle se trouve la source lumineuse, une lampe de 50 bougies, émettant une lumière blanche d'une température de couleur de 3050°K. Pour éliminer la lumière parasite, on interpose un écran D de dimensions convenables, noirci, où l'on a pratiqué un orifice à la mesure de la lentille collimatrice.

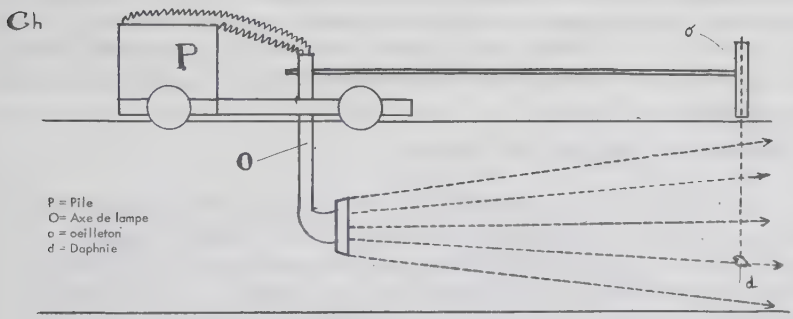


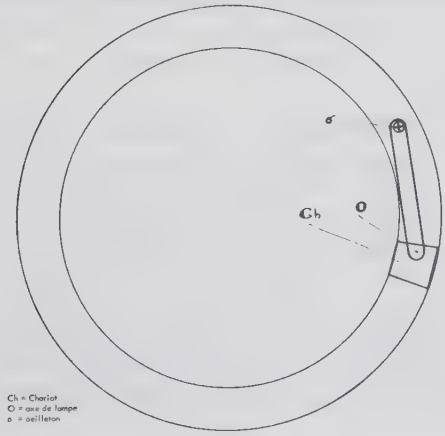
L : lampe à filament quasi ponctuel; B : boite à lumière; l:lentille collimatrice D : écran destiné à éliminer les rayons parasites; O: orifice circulaire de l'écran, d : disque en verre optique à l'extrémité du tube expérimental; P : pompe à débit continu; C: extrémité du tube permettant l'introduction d'animaux et d'eau; a , b, orifice de la tubulure en caoutchouc dans le tube expérimental; trait de repère au milieu du tube.

Nous avons tracé un trait vertical ω à l'encre de Chine, sur le tube, à égales distances des deux extrémités.

5°) - Le deuxième appareillage permettant de réaliser un champ sans gradient d'intensité, consiste essentiellement dans une cuve-canal circulaire en "plexi" ayant 1m de diamètre extérieur. La section méridienne du canal est un carré de 10 cms de coté. Sur les bords supérieurs repose un chariot mobile Ch appelé à se déplacer sur toute la partie supérieure comme sur des rails. Ce chariot peut supporter une batterie de piles ou un petit accumulateur P capable de fournir du courant à une lampe de 50 Watts. Cette lampe est immergée dans le milieu aquatique de la cuve, mais isolée de ce milieu par un manchon cylindrique en verre transparent, reposant sur un bras de levier, mobile autour d'un axe vertical O fixé sur le chariot. Ce

dernier est susceptible de se déplacer dans un plan horizontal tout comme le bras de levier, à l'extrémité duquel se trouve un œilleton vertical muni d'un double réticule, permettant de repérer à la verticale un individu dans la cuve. La lampe est placée au centre d'un petit réflecteur parabolique, ce qui permet d'obtenir un faisceau lumineux que l'on envoie en direction de l'œilleton, ou plus exactement dans une direction parallèle au bras de levier. On obtient ainsi un éclairement amélioré et on a l'avantage de n'avoir que peu de lumière parasite. Le flux obtenu peut être légèrement divergent. Le manchon supportant la lampe peut être accroché sur le levier, mais à une distance variable de l'œilleton, ce qui permet de faire varier l'éclairement reçu par l'animal. Nous nous sommes borné à opérer avec une seule valeur d'intensité lumineuse, avec une lampe placée sur le chariot dans l'axe même du bras du levier. La distance de la lampe à l'animal étant constante au cours de l'expérience, tout se passe comme si l'individu testé se déplaçait dans un champ lumineux sans gradient d'intensité. Le principe de ce dispositif est donc le même que celui du dispositif pré-





cèdent puisqu'il consiste à maintenir à une distance constante de la lampe l'animal testé, mais il en diffère essentiellement par le point suivant : Le milieu aquatique demeure fixe, et la lampe, par son déplacement dans ce milieu, ne provoque aucune turbulance sensible pour l'animal, étant donné que la vitesse de ce dernier est toujours assez lente (la plupart du temps inférieure à 1cm/sec) et que la distance de l'animal à la lampe, qui est de l'ordre de 30 à 40cms est telle que, lorsque l'individu testé parvient au point où se trouvait antérieurement la lampe dans son manchon, le milieu aquatique est redevenu complètement calme. En outre, la source lumineuse est mobile devant l'animal et non plus fixe. L'animal se déplace donc dans des conditions mécaniques voisines de celles de la Nature, c'est-à-dire en toute liberté. Il n'a pratiquement aucun contact avec les parois latérales, ce qui n'est pas le cas avec le tube de Viaud modifié. Ce nouveau dispositif a sur le précédent l'avantage suivant : il permet de mesurer l'amplitude des phases négatives et positives, ce qui n'était guère facile dans le cas où le courant d'eau immobilisait l'animal en face du trait de repère.

6°) - Pour l'étude de l'influence du gradient lumineux, nous avons fait varier la densité optique du milieu aquatique en incorporant à celui-ci un colorant neutre (au sens chromatique du terme et si possible au sens chimique). Nous avons choisi l'encre de Chine, nous inspirant en cela de l'exemple de HARRIS (1956) qui utilisa ce colorant dans son étude des réactions photocinètiques de Daphnia magna.

Cet ingrédient est dépourvu de toxicité.

7°) - Nous avons enfin étudié l'action des substances pharmacodynamiques soit excitantes, soit neuroleptiques. Nous avons choisi comme substance neuro - excitante la Génostrychnine en solution aqueuse dosée à 2,77/1000. Si l'on tient compte du fait qu'une goutte est, en volume, le 1/100.000 de la quantité d'eau contenue dans la cuve, on doit admettre que pour 9 gouttes, le dosage du milieu aquatique est de 25×10^{-8} de Génostrychnine. Comme substance neuroleptique, nous avons choisi la Chlorpromazine sous forme de Largactil, produit pharmaceutique qui se présente en "gouttes" dosées à 4% de Chlorpromazine.

MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

1°) - Observation et Description des Phénomènes.

Les Daphnies sont déposées, en petit nombre à la fois, à l'aide d'une pipette, à l'extrémité la moins éclairée de la cuve parallélipipédique, et aussi loin que possible des parois verticales longitudinales, c'est-à-dire dans la partie médiane, afin d'éviter que ces parois ne constituent une gêne trop grande pour les individus testés. L'observation, faite à l'aide d'une loupe à main, porte sur l'orientation axiale de chacun d'eux et sur leur cinèse. Un chronomètre permet d'évaluer le temps écoulé depuis l'instant où les animaux sont déposés dans la cuve, jusqu'à celui où chacun d'eux passe par une position remarquable (position maximale ou minimale par exemple) de sa trajectoire. On note le jour et l'heure du début d'expérience, l'indice d'éclairement de la lumière du jour auquel les animaux sont adaptés. On note également, une fois pour toutes, la température de l'eau (19°), température qui demeurera sensiblement constante en laboratoire d'un bout de l'année à l'autre, bien que la température de l'extérieur varie entre de larges limites. On procéde ainsi, d'abord avec des animaux adaptés à la lumière normale du jour, puis avec des individus désadaptés à toute lumière à la suite d'une obscuration prolongée. Une règle de papier, aussi mince que possible, est graduée de 0 à 60cms, et collée sur la partie inférieure d'une face latérale de la cuve, ce qui permet le repérage de chaque individu à chaque instant donné. Attendu qu'on ne peut guère opérer que sur un nombre assez limité d'individus à la fois, nous avons dû limiter à 30 ou 35 minutes au maximum, la plupart du temps, la durée de chaque observation, afin d'en réaliser un assez grand nombre au cours d'une journée de travail.

2°) - Définition conventionnelle des grandeurs remarquables.

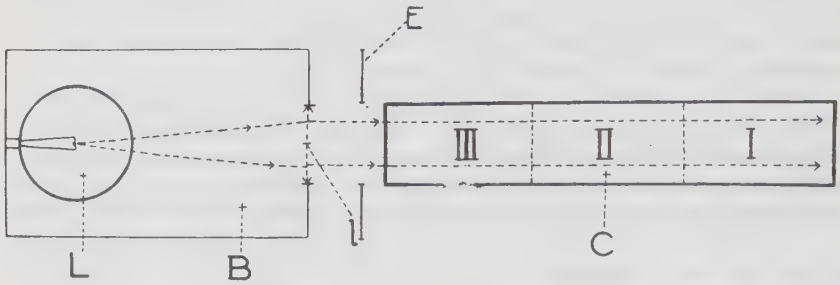
a)Indice de photopositivité - Il est essentiel d'exprimer quantitativement la photopositivité de nos animaux ; on peut le faire de plusieurs manières différentes.

Tout d'abord, on peut se baser sur la répartition dans la cuve du lot de Daphnies en équilibre statistique en fin d'expérience. Nous exprimons alors la photopositivité de la manière suivante : Nous affectons respectivement des coefficients 1,2 et 3 les régions obscures, médiane et claire de la cuve, puis nous multiplions le nombre d'animaux situés dans chaque région de la cuve par le coefficient correspondant, et nous faisons la somme des trois résultats obtenus. Nous appelerons cette somme l'indice absolu de photopositivité et nous désignerons par indice relatif de photopositivité le quotient de l'indice absolu par le nombre total d'animaux testés à chaque expérience. Ce sera donc un nombre fractionnaire qui exprimera, de manière satifaisante, sous

une forme quantitative, la photopositivité de la population testée. Cependant ce nombre n'est véritablement significatif que lorsque toutes les Daphnies sont polyphasiques, c'est-à-dire pas très fortement attirées par la lumière. En effet, le "blocage" des animaux contre la paroi transversale proximale est tel que l'expression quantitative de la photopositivité risque d'en être altéré.

Pour vérifier le degré de validité de cette notion d'indice relatif de positivité, tel que nous venons de le définir, même dans le cas où la population est très nettement "positive" et se stabilise, dans une proportion très forte, dans la région proximale, nous opérons de la façon suivante :

Nous subdivisons la région proximale de la cuve en deux parties égales en traçant sur chacune des deux faces longitudinales de la région proximale (III) un trait situé à égale distance de la face transversale proximale et du trait séparant la région (II) de la région (III). Appelons III_a et III_b chacune de ces deux sous-régions.



L : lampe à filament quasi-ponctuel.
B : boîte à lumière.
l : lentille collimatrice.
E : porte-écrans.
C : cuve expérimentale.

REMARQUE 1 -

Etant donné que nos expériences ont été particulièrement nombreuses à la belle saison, c'est-à-dire à une époque où les indices de photopositivité après stabilisation étaient particulièrement élevés, notamment au milieu de la journée, nous avons estimé a priori qu'il était peut-être anormal d'évaluer un indice de photopositivité en fonction d'une répartition statistique aussi peu équilibrée que possible ; la plupart du temps en effet , la presque totalité des animaux se trouvait dans la zone proximale : souvent 17 ou 18 sur 20 pour fixer les idées. Nous nous sommes demandé dans quelle mesure il était légitime de nous baser sur une telle évaluation de la photopositivité et surtout de prendre en considération des variations d'indice relativement faibles, de l'ordre de quelques centièmes.

En premier lieu, nous nous sommes efforcé de déterminer de quelle manière les quelques rares individus qui ne se

En premier lieu, nous nous sommes efforcé de déterminer de quelle manière les quelques rares individus qui ne se trouvaient pas dans la partie proximale en période de stabilisation, étaient amenés à se comporter différemment de leur congénères plus "positifs". Il nous a suffi d'observer de manière continue les animaux testés, pour constater que se produisaient à partir de la 10ème ou de la 12ème minute d'expérience, ces échanges incessants d'individus d'une région à l'autre. Ceux-ci se poursuivaient même en période de stabilité statistique (d'ailleurs toute relative comme VIAUD l'a souligné au cours de ses travaux) de telle sorte que les rares animaux qui semblaient se singulariser en évitant la zone proximale depuis les premières minutes de l'expérience jusqu'à la fin.

Si la stabilisation statistique avait été complétée par une stabilisation individuelle, on aurait observé au lieu d'un va-et-vient incessant, une immobilité presque totale vers la 30ème minute. Dans de telles conditions, il eut été singulier d'évaluer un indice de photopositivité en fonction du comportement de 2 ou 3 animaux sur 20, c'est-à-dire en fonction d'anomalies individuelles. Or ce n'est justement pas le cas, puisqu'une proportion non négligeable adopte, en se relayant, dans des proportions très variables, un tel mode de comportement.

D'après ces considérations, nous constatons que la dispersion des indices de photopositivité (écarts individuels) n'est pas aussi importante que le laisserait supposer, de prime abord, la répartition statistique après stabilisation. Ceci n'est pas pour nous surprendre, du fait que nous avons choisi nos animaux en les prélevant toujours dans le même groupe du cristallisoir (en général nous avons prélevé nos animaux de préférence dans le groupe le plus "positif" pour des raisons de commodité.)

Nous pensons que si certains individus testés manifestent, à un certain stade de l'expérimentation, une photopositivité moindre que celle de leurs congénères, c'est surtout en raison de "l'effet de masse" (1) bien plus que des facteurs internes individuels.

Cette manière de voir a été corroborée par l'expérience suivante :
Opérant au mois d'avril et dans le milieu de la journée, (entre 10 et 16 h.) nous avons introduit successivement un par un , une centaine d'animaux dans notre cuve expérimentale, en observant le comportement de chaque individu testé à la 30ème minute, nous avons constaté que 2 seulement ne se trouvaient pas dans la région proximale en fin d'expérience.

Nous ferons abstraction de l'effet de masse dans la suite de nos expériences en utilisant toujours le même nombre de Daphnies dans la même série d'expériences.

Pour mettre en évidence le rôle de l'effet de masse, nous avons réalisé l'expérience suivante ;
Ayant pris deux tubes de Viaud de 50 cms de longueur, mais de diamètre différents, nous introduisons dans chacun d'eux le même nombre d'individus, préalablement soumis aux mêmes conditions ; nous éclairons ces deux tubes par une lumière latérale, rouge d'abord, blanche ensuite.

En lumière rouge, la population du tube de 2 cms de diamètre parvient à une répartition statistique voisine de la répartition uniforme au bout de 3 minutes, alors que celle du gros tube ne parvient au même résultat qu'après 7 ou 8 minutes.

Or on sait que la lumière rouge n'excite que très peu les Daphnies si l'on en croit VIAUD. Après une lumière blanche latérale assez forte (température de couleur 2400°K et éclairement de 4000 lux à l'entrée du tube) le même phénomène, mais nettement accéléré, est observé, la population du petit tube parvient à l'équilibre statistique (équirépartition) au bout de 2 minutes seulement, alors qu'il faut compter 5 à 6 minutes pour la population du gros tube.

En outre nous continuerons à exprimer quantitativement la capacité photopathique d'une population par l'indice de photopositivité tel que nous l'avons défini, puisque nous sommes sûrs désormais que cet indice n'est jamais basé sur des anomalies individuelles, même lorsqu'il est très élevé. Nous abandonnons l'utilisation des autres modes de calculs de la photopositivité que nous estimons trop malaisés. Le calcul de l'indice d'après l'évalutation de la répartition statistique dans les régions de la cuve, affectées chacune d'un coefficient très simple nous a paru extrêmement aisé.

REMARQUE 2. -

Nous nous sommes également posé la question de savoir dans quelle mesure il était légitime de tenir compte des faibles variations de l'indice de photopositivité en fonction de tel ou tel facteur externe.

Opérant en Mai, entre 10h et 16h, nous avons utilisé comme source lumineuse une lampe de 100 watts et introduit à chaque test, 20 ou 25 animaux dans la cuve. Nous avons noté toutes les 3 minutes (de la 6ème à la 30ème) la répartition des différents individus dans les différentes régions ou sous-régions, ainsi que l'indice de photopositivité correspondant. Nous avons expérimenté pendant 4 jours toujours aux mêmes heures et nous avons fait le total des répartitions notées au cours de ces quatre journées de travail, pour chaque heure considérée. Nous avons obtenu les résultats suivants, qui donnent les répartitions statistiques globales à la 30ème minute :

Heures d'expérimentation :	10	11	12	13	14	15	16
a).....	35	42	46	51	54	53	51
b).....	20	22	23	20	18	19	20
Région moyenne.....	15	12	10	9	8	8	9
Région distale.....	10	4	1	0	0	0	0
Indice de photopositivité	2,56	2,75	2,85	2,88	2,9	2,9	2,88

---

(1) Il convient de définir ce que l'on entend par "effet de masse". Dans son "vocabulaire de psychologie" (PUF), H. PIERON donne de ce terme la définition suivante :
"Modification du milieu dans laquelle vit une surpopulation animale ou humaine (action novice de confinement) Réduction de ressources nécessaires à la vie ; accumulation de déchet toxique."
La définition de Piéron est donc assez restrictive, et limitée au domaine pathologique ; bien plus générale est celle de P.P. Grassé, selon qui :"Toute action d'un ensemble d'individus ou d'un groupe sur l'individu, de quelque nature quelle soit, peut être considérée comme un effet de masse. En ce cas, la population considérée porte le nom de "biocénose."
Nous nous en tiendrons à la définition de Grassé, avec toutefois cette petite restriction : cet auteur incorpore dans sa définition tous les aspects d'ordre mécanique, physique ou optocinètique , mais aussi les aspects d'ordre chimique ou physiologique (modification chimique ou physiologique du milieu, dont le phénomène de métabolisation signalé par BOHN ne constitue d'un cas particulier). Au cours des recherches que nous avons effectuées, les densités statistiques de population de Daphnies ont été trop faibles et les durées de nos expériences trop courtes pour que des modifications de ce dernier type aient eu le temps de se produire. Nous nous en tiendrons donc aux aspects d'ordre mécanique ou optocinètique de la définition donnée par Grassé.

Ce tableau est intéressant parce qu'il met en évidence les faits suivants :
a) Les variations relativement faibles de l'indice de positivité de l'ordre de 2% peuvent correspondre à des diffé rences plus importantes dans les répartitions statistiques des animaux, notamment dans une des sous-régions proxim les précédemment délimitée, lesquelles différences sont de l'ordre de 5 %. Nous admettrons donc que des variatio d'indice de l'ordre de 1/100 sont significatives, car elles correspondent à des déplacements réels d'animaux, d'u région (ou sous-région) à une autre.
b) de faibles variations dans la répartition statistique des animaux entre les sous-régions (de l'ordre de 1 à 2% peuvent bien ne pas se traduire par une variation d'indice.
En conclusion, nous nous bornerons au calcul de l'indice au 1/100, chaque fois que ce calcul devra s'effectue d'après une répartition de 80 à 100 animaux au total.

b)Définition de l'indice de dispersion - Par analogie avec la notion de moment, au sens mécanique du terme, nous définirons l'indice de dispersion I_d par la relation :

$$I_d = \frac{2\,n_d + n_m}{N}$$

n_d étant le nombre d'animaux de la région distale, et n_m le nombre d'animaux de la région moyenne. N est le nombre total des animaux testés. Nous avons posé cette définition de l'indice de dispersion parce que nous avons admis (ce qui est exact à la belle saison) que la grande majorité des animaux se trouvaient, entre la 6ème et la 30ème minutes dans la région proximale de la cuve. Il est évident que nous eûssions choisi une autre définition si les conditions de répartition avaient été différentes. Si par exemple, les animaux avaient été en majorité stationnés dans la région moyenne, nous aurions défini l'indice de dispersion par la relation :

$$I_d = \frac{n_d + n_p}{N}$$

n_p étant le nombre d'animaux situés dans la zone proximale.

3°) - Méthodes utilisées pour l'étude du comportement en fonction de l'heure.

a) Généralités- Nous allons aborder maintenant l'étude des variations à l'échelle molaire de la capacité photopathique de nos animaux en fonction du temps, et plus particulièrement en fonction de l'heure de la journée. RICHARD (1952) a défini la "capacité photopathique" comme la "valeur de l'éclairement au point de polarisation nulle". Tenant compte du fait que nos animaux, dans la cuve oblongue, par suite de l'influence des parois et de l'effet de masse, se stabilisent, au bout d'un certain laps de temps qui peut varier entre 35 et 40 minutes, autour d'une position qui est probablement très différente de ce qu'elle serait si ces deux facteurs n'intervenaient pas, nous pouvons

considérer que la "capacité photopathique" apparente d'une population donnée, évoluant dans une cuve telle que la nôtre, peut s'exprimer par la valeur de l'éclairement en un point de la cuve qui se confond avec le centre de gravité statistique de la population considérée, à chaque heure de la journée.

Nos animaux sont d'autant plus attirés vers la lumière, c'est-à-dire d'autant plus photopositifs, que leur capacité photopathique est plus grande. C'est du moins ce qui résulte des travaux de VIAUD (1938). Pour des raisons de commodité de langage, nous remplacerons le mot "capacité photopathique" par "photopositivité" dans la suite de notre exposé, toutes les fois que nous considérerons des populations en état d'équilibre statistique.

b)Mode opératoire - La notion de photopositivité ayant été définie de manière quantitative, il reste à opérer de la manière suivante :

Nous prélevons à l'aide d'une pipette, un certain nombre d'animaux (de l'ordre de 10 à 20) dans le cristallisoir où séjournent habituellement les Daphnies que nous avons pêchées. Cependant, ce prélèvement ne doit pas s'effectuer au hasard. Si on observe, en effet, ce cristallisoir situé tout près de la fenêtre, on remarque qu'il existe un gradient d'éclairement très prononcé dans le milieu aquatique du récipient. Les animaux, en très grand nombre, se séparent, nettement en deux groupes, selon leurs niveaux de capacité photopathique respectifs ; les plus "positifs" sont évidemment dans la partie la plus claire du cristallisoir, et les autres dans la région semi-obscure. Pour éviter qu'il n'y ait de trop grandes variations individuelles dans la capacité photopathique, nous aurons soin, au cours d'une même série d'expériences, de toujours prélever nos animaux dans la même région du cristallisoir (ainsi qu'il a été dit plus haut). Il y a tout lieu de penser que nos phénomènes seraient moins nets si les prélèvements s'effectuaient "au hasard" et qu'un bien plus grand nombre de tests seraient nécessaires pour voir apparaître des résultats significatifs.

Ensuite les animaux sont déposés à l'extrémité la moins éclairée de la cuve, et aussi loin que possible des parois verticales longitudinales, c'est-à-dire dans le plan médian vertical longitudinal, afin d'éviter que ces parois ne constituent une gêne trop grande pour les individus testés. L'observation, faite à l'aide d'une loupe à main, porte sur leur cinèse et leur répartition dans la cuve. Un chronomètre permet d'évaluer le temps écoulé et de repérer à des instants donnés, la répartition des individus jusqu'au moment où le centre de gravité statistique de la population est sensiblement immobile, ce qui se traduit par un certain équilibre statistique. Nous admettrons que cet équilibre n'est atteint qu'à la 30ème ou 40ème minutes, ce qui n'est vrai qu'approximativement. On note le jour et l'heure du début d'expérience, l'indice d'éclairement de la lumière à laquelle les individus sont adaptés . Quant à la température de l'eau de la cuve elle est sensiblement constante.

On procéde ainsi, d'abord avec des individus adaptés, au début de l'expérience, à une lumière du jour normale, en répétant l'expérience à différentes heures de la journée, puis le lendemain et le surlendemain aux mêmes heures que le premier jour. Ensuite, considérant une à une les heures auxquelles nous avons opéré au cours de ces trois journées, nous faisons pour chacune d'elles la somme des indices absolus de photopositivité et nous divisons cette somme par le nombre total d'individus testés au cours de ces trois journées à chaque heure considérée. Ceci nous donne un ensemble d'indices relatifs moyens de photopositivité vraiment significatifs, étant donné le nombre déjà considérable d'individus testés. Si nous désignons par 1^i9 l'indice absolu le premier jour à 9 heures, par 2^i9 l'indice absolu le 2nd jour à 9 heures, par 3^i9 l'indice absolu le troisième jour à 9 heures, nous pourrons désigner par 1^n9 le nombre d'individus testés le 1er jour à 9 heures, par 2^n9 le nombre d'individus testés le second jour à 9 heures, etc... Dans ces conditions, en désignant par I_9 l'indice relatif moyen à 9 heures, nous aurons :

$$I_9 = \frac{1^i9 + 2^i9 + 3^i9 + \ldots\ldots}{1^n9 + 2^n9 + 3^n9 + \ldots\ldots}$$

Cette formule peut être généralisée sans difficultés et étendue à un nombre x de jours. On peut écrire :

$$I_9 = \frac{\sum_1^x 1^{c}9}{\sum_1^x 1^{n}9} \qquad I_{10} = \frac{\sum_1^x 1^{c}10}{\sum_1^x 1^{n}10} \qquad \text{etc...}$$

c)Rôle de la répartition statistique initiale - Une autre question se pose maintenant. Jusqu'à présent, nous avons toujours pris comme point de départ le point le moins éclairé de la cuve, pour la raison suivante : Etant donné les gammes d'éclairement utilisées (nettement inférieures aux éclairements habituels de la lumière du jour, à laquelle les Daphnies s'adaptent normalement) nous avons prévu que les populations manifesteraient après obtention de l'équilibre statistique, une photopositivité supérieure à 2, autrement dit que leurs barycentres respectifs se stabiliseraient à des positions nettement plus proches de la partie éclairée que de la partie sombre. Dans de telles conditions, il était normal de déposer les animaux dans la région distale de la cuve, de façon à mieux observer le développement de la cinèse. Toutefois, il serait intéressant de prendre alternativement comme point de départ l'extrémité proximale et l'extrémité distale de la cuve, de manière à réduire au maximum l'influence de l'heure.

4°) - Variations statistiques après obscuration

Nous pouvons opérer maintenant de la même manière à une date quelconque avec des individus ayant subi, la veille, pendant une journée complète, une obscuration totale ; le lendemain nous expérimentons avec d'autres animaux ayant subi deux journée d'obscuration. Nous opérons de la même manière, s'il le faut, au cours d'une troisième journée et même d'une quatrième journée. Comme précédemment , nous effectuons, à différentes heures, le calcul des indices d'après la répartition des animaux dans la cuve.

5°) - Etude du Réflexe photodorsal.

Pour cette étude nous préléverons une vingtaine d'individus que nous mettrons dans la cuve-cristallisoir au moment où la lampe supérieure est allumée, et au bout de quelques secondes, dès que nous serons assurés que tous les animaux sont en nage normale, nous mettrons sous tension la lampe inférieure. Notre observation des animaux sera constante et nous noterons à intervalles régulier, le nombre d'individus.en nage normale ; nous pourrons faire durer l'expérience une heure et davantage.

Après avoir expérimenté sur des animaux normalement adaptés à la lumière du jour, nous étudierons, selon le même protocole expérimental, le comportement des animaux désadaptés à toute lumière après obscuration, puis celui d'animaux soumis à l'action d'une substance neuroleptique (chlorpromazine) que nous introduirons en petite quantité dans le milieu aquatique expérimental. Ensuite nous passerons à l'étude du comportement d'animaux normalement adaptés à la lumière du jour et avec un milieu aquatique ordinaire, mais en période hivernale (au mois de Décembre).

Nous étudierons ensuite l'influence de la lumière diffuse sur le déclenchement du réflexe photodorsal, en utilisant le même appareillage mais en remplaçant la plaque de verre transparent sur laquelle repose notre cuve-cristallisoir par une plaque de verre dépoli ou translucide ; cependant, comme ce dernier absorbe davantage de lumière que le verre ordinaire, les éclairements dans la cuve sont nécessairement différents. Il est facile de compenser cette différence en rapprochant la lampe inférieure du support en verre, le filament étant maintenu sur l'axe vertical de la cuve ; il est facile de réaliser l'égalité des éclairements à l'aide d'une cellule photoélectrique.

Enfin, dans une toute dernière serie d'expériences, nous effectuerons la sommation de tous ces facteurs d'inhibition du comportement moteur, en opérant en période hivernale, en lumière diffuse, avec des animaux préalablement obscurés, et soumis, de surcroit, à l'action de la Chlorpromazine.

6°) - Etude de la photocinèse dans le cas où la lumière excitatrice traverse le dioptre horizontal air/eau.

Il nous resterait à examiner le comportement de nos animaux dans le cas où les rayons incidents pénètrent dans le milieu aquatique par sa partie supérieure. C'est un cas particulièrement intéressant en ce sens qu'il se rapproche des conditions naturelles. Il ne semble pas que dans de telles conditions, le sens statique soit contrarié par la cinèse.

Si l'on tient compte de l'indice de réfraction eau/air qui est de 4/3 environ, on réalise que l'angle r qu'un rayon réfracté fait avec la verticale, tel qu'il peut être calculé au moyen de la relation : $\sin i = 4/3 \sin r$, est nécessairement assez aigu. Sa valeur maxima qui correspond au cas de l'indice rasante ($i = 90°$) est définie par la relation $\sin ro = 3/4$, d'où $ro = 48°$ (En ce dernier cas il est bon d'entourer de papier noir les faces latérales).

Toutefois, à la limite, l'éclairement d'une surface normale au rayon réfracté tend vers 0 et augmente progressivement lorsque i diminue (ce cas se concrétise dans la Nature lorsque le Soleil se lève au-dessus de l'horizon).

Une partie de l'énergie lumineuse se réfléchie ; ce n'est que lorsque le

rayon incident est normal à la surface du dioptre air/eau, que cette énergie réfléchie est nulle ; il s'agit là évidemment de conditions idéales quelque peu différentes de celles de la Nature. Pour opérer, nous introduirons nos animaux individuellement dans la région distale, et nous examinerons le comportement de chacun d'eux à travers l'œilleton. La projection horizontale du tracé s'inscrira automatiquement sur la feuille de papier que nous aurons disposée à côté de la surface du dioptre. Nous pourrons aussi examiner à l'horizontale la trajectoire, afin d'avoir la projection de cette trajectoire sur un plan vertical ; il suffira pour cela d'enlever le papier noir et d'utiliser exactement le même artifice que précédemment.

7°) - Etude de l'influence de l'intensité lumineuse sur la photocinèse.

a)Considérations générales - Si nous entreprenons l'étiologie des réactions motrices de Daphnia pulex, déclenchées par la lumière, nous pensons tout d'abord au facteur qui semble être le plus simple et le plus important de tous : l'intensité de la lumière excitatrice, ou, ce qui revient presque au même, l'éclairement au niveau des organes photosensibles (ommatidies de l'œil composé et système nerveux central). Nous étudierons donc maintenant les variations des modalités de la photocinèse, ainsi que les variations quantitatives de celles-ci en fonction des variations de l'éclairement au niveau de l'entrée dans notre cuve oblongue. Après l'étude du comportement individuel, c'est surtout une étude du comportement à l'échelle molaire que nous entreprendrons, autrement dit une étude statistique.

Dans nos recherches consacrées à la persistance du rythme nythéméral, nous avons utilisé une donnée nouvelle dont nous nous servirons toutes les fois que nous procéderons à des études portant sur des populations ; il s'agit de l'indice relatif de photopositivité. Pour être plus explicite, nous dirons qu'une telle donnée définit sommairement la position du "centre de gravité statistique" mis en évidence par VIAUD au cours de ses travaux. Ce dernier, en 1938, avait constaté qu'une population de Daphnia pulex contenue dans un tube cylindrique étroit et allongé, voyait son centre de gravité statistique effectuer dans le tube une série d'oscillations amorties. La courbe représentative de l'élongation de ce centre de gravité en fonction du temps rappelle, selon cet auteur , les variations des fonctions de Bessel. Elles tendent , au bout d'un temps plus ou moins long, vers un état d'équilibre. Autrement dit, le barycentre statistique tend vers un état de stabilisation, mais cet état n'a pas un caractère absolu.

Dans ses études en lumière blanche, VIAUD n'avait guère expérimenté qu'avec un seul palier d'intensité. Nous nous efforcerons d'analyser le comportement en fonction de deux variables : le temps et l'éclairement à l'entrée de la cuve. Nous examinerons à la fois la répartition statistique après stabilisation et le polyphasisme. Nous verrons par la suite ce qu'il convient de penser de ce dernier. On utilisera la même définition que précédemment concernant l'indice relatif de photopositivité, avec cependant une petite réserve que nous indiquerons par la suite. En outre, nous nous proposerons de déterminer après stabilisation relative de la population, la valeur d'un tel indice en fonction

de l'intensité de la lumière excitatrice, et dans une autre série d'expériences, en fonction de la répartition initiale de la population testée, et non plus en fonction de l'heure de la journée à laquelle on opère. Or, étant donné que les indices relatifs moyens de photopositivité après stabilisation sont fonction de l'heure à laquelle on opère, nous devrons faire en sorte que ce genre de variations n'influe que de façon négligeable sur nos résultats. Pour se placer dans de telles conditions nous devons opérer de la façon suivante :

Compte tenu du fait que la photopositivité varie peu entre 14 h et 16 h, à la belle saison, nous choisirons de préférence cet intervalle d'heures pour opérer. Nous envisagerons, en tout, huit intensités lumineuses différentes : l'une obtenue sans filtre et les 7 autres avec les 7 filtres précédemment mentionnés. Quatre paliers d'intensité seulement seront mis en œuvre au cours d'une journée de travail, chaque expérience devant durer trente minutes environ. L'ordre dans lequel seront testées les différentes intensités lumineuses variera d'un jour à l'autre par permutation circulaire, et cela pendant quatre jours, de manière à éliminer l'influence de l'heure, bien que les variations d'indices soient faibles entre 14 h et 16 h . Nous expérimenterons dans l'ordre suivant :

	Heures de début d'expérience			
	14 h	14 h 30	15 h	15 h 30
1er jour	Sans F.	N010	N020	N030
2ème jour	N040	N050	N060	N070
3ème jour	N010	N020	N030	Sans F.
4ème jour	N050	N060	N070	N040
5ème jour	N020	N030	Sans F.	N010
6ème jour	N060	N070	N040	N050
7ème jour	N030	Sans F.	N010	N020
8ème jour	N070	N040	N050	N060

Il est possible de recommencer encore pendant huit jours la même série d'expériences dans les mêmes ordres d'utilisation des filtres que précédemment. La loi des grands nombres permet d'entrevoir de façon plus nette la loi empirique qui se dégage d'un tel processus. Encore faut-il :

a)que les conditions d'éclairement auxquelles sont soumis les animaux avant l'expérience varient le moins possible d'un jour à l'autre.

b)que le nombre d'individus testés à chaque expérience soit sensiblement constant et assez petit afin de réduire au minimum le rôle de l'effet de masse.

c)changer l'eau de la cuve assez souvent pour neutraliser le phénomène de métabolisation signalé par BOHN (1940).

Au cours de chaque expérience, nous notons toutes les trois minutes la répartition statistique de nos animaux dans la cuve ; cependant, dans l'immédiat, nous ne prendrons en considération que les indices relatifs de la population en état d'équilibre relatif, c'est-à-dire au bout de trente minutes environ. Toutefois, il est possible d'obtenir une meilleure approximation de la photopositivité de la population en état d'équilibre, en faisant une moyenne des indices notés successivement à la 21ème, puis à la 24ème, ensuite à la 27ème

et enfin à la trentième minutes. En effet, comme l'a fait ressortir VIAUD (1938) au cours de ses recherches initiales, il y a alternance de phases positives et de phases négatives, selon une loi oscillatoire amortie. Il est probable qu'en faisant une moyenne des résultats obtenus dans les dernières minutes, on se rapproche beaucoup du chiffre traduisant la position d'équilibre.

Désignons par $s^i m$ l'indice absolu de photopositivité pour le même jour et l'expérience sans filtre (indice calculé en réalisant la moyenne précitée), par $1^i m$ le même genre d'indice pour le même jour et l'expérience avec filtre N010, par $2^i m$ celui réalisé avec le N020 le même jour, etc... De la même manière, désignons par $s^n m$ le nombre d'individus testés le même jour dans l'expérience sans filtre, par $1^n m$ le nombre d'animaux testés le même jour avec le filtre N010, etc...

L'indice moyen I_s de photopositivité pour les expériences sans filtre sera :

$$I_s = \frac{s^i 1 + s^i 3 + s^i 5 + s^i 7}{s^n 1 + s^n 3 + s^n 5 + s^n 7}$$

De même l'indice moyen de photopositivité pour les expériences réalisées avec le N010 sera :

$$I_1 = \frac{1^i 1 + 1^i 3 + 1^i 5 + 1^i 7}{1^n 1 + 1^n 3 + 1^n 5 + 1^n 7}$$

On obtiendra de la même façon I_2 et I_3 ; par contre on calculera I_4 I_5 I_6 et I_7 de la façon suivante :

$$I_4 = \frac{4^i 2 + 4^i 4 + 4^i 6 + 4^i 8}{4^n 2 + 4^n 4 + 4^n 6 + 4^n 8}$$

En faisant deux séries consécutives d'expériences, on obtient :

$$I_5 = \frac{s^i 1 + s^i 3 + s^i 5 + s^i 7 + s^i 9 + s^i 11 + s^i 13 + s^i 15}{s^n 1 + s^n 3 + s^n 5 + s^n 7 + s^n 9 + s^n 11 + s^n 13 + s^n 15}$$

Il nous intéressera de comparer $I_s, I_1, I_2, I_3, I_4, I_5, I_6$ et I_7 et de vérifier si I^n varie de façon monotone en fonction de l'intensité lumineuse.

En se bornant à une seule série d'expériences pour le moment, on obtient le diagramme représentant les variations de i en fonction de l'éclairement à l'entrée de la cuve.

b)Variation de la photopositivité apparente en fonction de l'intensité de la lumière excitatrice.

Il importe tout d'abord de préciser le sens du mot "photopositivité" et de dissiper toute équivoque possible. Dans notre chapitre sur le rythme nycthéméral, la lumière excitatrice a une intensité constante à l'entrée de la cuve, de telle sorte que la répartition statistique pouvait très bien définir un certain niveau moyen d'adaptation à la lumière, en tenant compte du gradient d'intensité lumineuse dû à l'absorption par l'eau de la cuve.

Toutefois, en faisant varier l'intensité de la lumière excitatrice les indices

relatifs de photopositivité ne peuvent définir un tel niveau d'adaptation, mais seulement la position approximative du centre de gravité statistique, ou, si l'on veut, la répartition de la population dans la cuve ; c'est dans ce dernier sens que nous emploierons ce terme, étant donné qu'il ne s'agit là que d'une photopositivité apparente.

c)Variation du polyphasisme en fonction de la lumière excitatrice.

Enfin un dernier problème se pose : comment varient l'amplitude et la fréquence des phases en fonction de l'éclairement à l'entrée de la cuve?

Une étude rigoureuse exigerait l'enregistrement, à l'aide d'un actographe approprié, de la projection sur un plan horizontal, de la trajectoire de chaque individu testé. Nous nous bornerons dans l'immédiat à faire quelques considérations sommaires, en examinant, de trois minutes en trois minutes, les variations de la répartition statistique des animaux.

Nous allons maintenant schématiser cette action à l'extrême en ne prenant en considération que le passage d'une région de la cuve à une autre, et en les exprimant chacun par un nombre sans dimension, par exemple : 0 s'il y a stabilité statistique, 1 s'il y a passage d'un individu de la région (I) à la région (II) par exemple, ou de la région (II) à la région (III) et réciproquement. En additionnant tous les chiffres obtenus, d'abord pour une expérience, puis pour une série d'expériences correspondant à un éclairement donné, on obtient un nombre qui ne signifie rien par lui-même, mais qui est néanmoins intéressant parce qu'il se situe dans le même ordre de grandeur que l'activité de la population.

d)Etude du comportement d'individus préalablement désadaptés à toute lumière par obscuration prolongée.

Nous opèrerons avec des animaux ayant séjourné au moins trois journées consécutives dans l'obscurité absolu. Nous savons en effet que, pour de tels animaux, le rythme nycthéméral ne se manifeste plus, ce qui présente du point de vue expérimental l'avantage suivant :

Nous n'avons pas à tenir compte de l'influence de l'heure et par conséquent nous pouvons opérer dans l'ordre que nous voulons. Nous avons, toujours avec le même appareillage, procédé à une seule série d'expériences avec une lampe de 200 watts et une centaine d'animaux pour chaque valeur d'éclairement (au total). Nous avons, en outre, expérimenté avec quatre paliers d'éclairement correspondant aux dispositifs suivants : S.F.- N020 - N040 - N060.

8°) - Etude du comportement en fonction du gradient d'intensité lumineuse.

1°- Dans un champ parallèle à gradient nul.

A) - Dans un tube de Viaud modifié.

a) Généralités.- Pour réaliser un champ lumineux sans gradient d'intensité, nous avons opéré de deux manières différentes. Dans le premier mode d'expérimentation , nous avons utilisé un tube de Viaud modifié et dans le second une cuve-canal circulaire. La présentation successive de ces deux protocoles expérimentaux n'est pas inutile, car la comparaison des résultats obtenus

nous permettra d'aboutir à des conclusions intéressantes concernant la légitimité d'emploi des tubes de Viaud, et aussi le rôle éventuel des stimuli mécaniques. En consultant des travaux antérieurs, nous avons constaté que la photocinèse polyphasique était surtout le fait d'animaux aquatiques et plus spécialement planctoniques, ce qui nous a conduit à penser que le gradient d'intensité lumineuse créé par l'absorption et la diffusion de l'eau pouvait jouer un rôle important dans ce comportement polyphasique. Il est un fait qui semble accréditer cette manière de voir, c'est que les populations ont un centre de gravité qui oscille sans cesse, se rapprochant et s'éloignant tour à tour de la source lumineuse pour se stabiliser finalement à une position d'autant plus proche de celle-ci que l'éclairement à l'entrée est plus faible. Au cours de nos recherches, nous nous sommes efforcé de nous placer dans des conditions aussi simples que possible en éliminant à la fois le rôle du gradient lumineux et celui de la paroi proximale. C'est en cela que notre expérience se différencie de celle de VIAUD.

Nous avons constamment opéré sans l'adjonction d'aucun filtre ; le flux lumineux est de 0,79 lumen à l'entrée, ce qui donne un éclairement de 1100 lux environ.

b)Première Opération.- On répète une des expérience de VIAUD en introduisant les animaux individuellement dans le tube et en observant ensuite leur comportement polyphasique ; on chronomètre soigneusement, à la seconde près, la durée de chaque phase. Cette expérience donne une idée de l'ordre de grandeur de la durée de chaque phase et des limites approximatives entre lesquelles elle peut varier. On note également, s'il y a lieu, les durées de stationnement à chaque extrêmité du tube, au voisinage du disque d et de la partie coudée. Deux cas peuvent se présenter : ou bien l'individu a été adapté à une intensité d'éclairement supérieure à celle à laquelle il sera soumis, ou bien au contraire il a été désadapté à la suite d'une obscuration prolongée.

c)Seconde Opération.- On vérifie que les individus testés ne manifestent pas de rhéotropisme sensible, en actionnant la pompe dont on peut mesurer, le cas échéant, le débit, et en observant le déplacement de chaque individu dans le voisinage du milieu du tube (c'est-à-dire loin des tubulures a et b pour éviter le plus possible les phénomènes de turbulence) ; on peut même comparer le déplacement de chaque animal avec des petites particules visibles inertes en suspension dans l'eau du tube. On observe le phénomène en lumière rouge.

d)Troisième Opération.- On introduit les animaux dans le tube les uns après les autres. S'ils ont été totalement désadaptés à la lumière, ils peuvent demeurer dans la partie coudée un temps relativement long et se diriger ensuite lentement et d'une manière irrégulière vers la lumière, ou bien ils ont été adaptés à un éclairement supérieur à l'éclairement d'expérience et se dirigent vers le disque d. Quoi qu'il en soit, on établit un courant d'eau dans le tube, tendant à s'opposer à l'avancement de l'animal, aussitôt que celui-ci parvient au niveau du trait de repère, qui est marqué extérieurement à l'encre et équidistant des tubulures a et b. Ainsi il est facile, bien

que les Daphnies se déplacent par bonds successifs, assez brusques, de maintenir l'individu testé en face de ce trait de repère, ou tout au moins de faire en sorte qu'il ne s'en éloigne pas de plus de 2 à 3cms. Tant que l'animal est en face positive, il est évident que son corps reçoit toujours le même éclairement, puisque l'épaisseur traversée par la lumière est constante. La vitesse maxima de ces animaux étant d'après VIAUD, de 1 mètre par minute, on conçoit que l'écoulement de l'eau soit un écoulement lent, continu, et sans turbulence, surtout dans la région avoisinante du milieu du tube. Si la photocinèse est polyphasique, on chronomètre la durée de chaque phase, et quand cela est nécessaire, on inverse dans le tube le courant d'eau en notant, de façon aussi précise que possible, le moment de l'inversion.

La deuxième expérience est facile à réaliser en l'absence d'une lumière blanche excitatrice (pour éviter toute interférence entre la photocinèse et un rhéotropisme éventuel, on utilisera pour l'éclairer une lumière rouge aussi faible que possible, latérale, sans gradient lumineux longitudinal.)
On peut constater le phénomène en se plaçant dans les conditions de l'opération (3), et en manœuvrant la pompe par "à coups" répétés, de peu de durée intercalés avec des "temps morts" assez brefs. On observe à chaque période de repos le mouvement de l'animal en direction de la lumière (ou en sens inverse) et pendant la période d'activité de l'animal on ramène celui-ci en face du trait de repère.

B) - Dans une cuve-canal circulaire à fond plat.

Il nous a semblé nécessaire de réaliser, pour l'étude individuelle du comportement, un champ lumineux sans gradient d'intensité, mais en éliminant le plus possible l'influence des parois, ainsi que les pertubations d'ordre mécanique susceptibles de modifier l'activité de l'animal, voire la physionomie de son polyphasisme.
Nous introduirons dans la cuve-canal circulaire un individu, dans la zone éclairée par la lampe fixée sur le chariot et partiellement immergée ; nous déplacerons l'œilleton de façon à avoir toujours l'animal dans la ligne de mire. Dans le cas d'une phototaxie monotone, nous compterons le nombre de tours effectués par l'individu dans cette espèce de manège. Si le comportement est polyphasique, il sera facile de marquer sur la face externe de la cuve un trait de repère correspondant approximativement à chaque point d'inversion de l'animal ; ces traits de repère nous permettrons de mesurer l'amplitude de chaque phase. En même temps, nous devrons noter les indications correspondantes de notre chronomètre.
Nous opèrerons sur une cinquantaine d'individus dans chacun des cas suivants :
a)Les animaux ont été désadaptés à toute lumière après une obscuration prolongée.
b)Les animaux sont adaptés à une lumière du jour normale.

2°) - En lumière convergente et divergente (Expérience de SPOONER).

Nous avons cru bon de répéter l'expérience bien connue de SPOONER. Pour ce faire, nous avons repris notre appareillage le plus usuel en interposant sur

le trajet des rayons lumineux devant la face proximale une lentille convergente. Nous introduirons des animaux adaptés à la lumière du jour normale, dans la région distale de la cuve, et en petit nombre (tout au plus une dizaine). Nous observerons leur comportement d'une manière continue jusqu'à la fin de l'expérience que nous ferons durer assez longtemps (une heure environ). Selon toute vraisemblance, l'expérience de SPOONER n'avait duré que quelques minutes; nous nous efforcerons de la prolonger assez longtemps pour associer dans le psychisme des animaux testés la progression vers la lumière avec la diminution de l'éclairement, et l'éloignement de la lumière avec l'accroissement de cet éclairement.

La difficulté principale étant de maintenir les animaux à l'intérieur du faisceau lumineux convergent, nous y parviendrons en introduisant dans le milieu aquatique -aussitôt que les Daphnies seront parvenues à la paroi proximale- un entonnoir de verre allongé épousant la surface extérieure de ce faisceau. Dès que les animaux, après une période négative, arrivent tout près de l'orifice de l'entonnoir, ils sont prélevés à l'aide d'une pipette et replacés rapidement contre la paroi proximale à l'intérieur de l'entonnoir.

Nous pouvons également opérer de la manière suivante : Nous prélevons les individus situés contre la paroi proximale et nous les réintroduisons à l'intérieur de l'entonnoir par l'orifice, c'est-à-dire par la région focale du faisceau.

3°) - En lumière parallèle - Rôle de la densité optique.

Nous allons opérer dans des conditions moins éloignées des conditions naturelles qu'en flux convergent. Tout d'abord nous nous efforcerons de créer un gradient longitudinal, c'est-à-dire présentant son maximum d'intensité selon une direction parallèle à celle des rayons lumineux. Ce gradient longitudinal est réalisé dans la Nature et varie surtout en fonction de la densité optique du milieu aquatique, c'est-à-dire du taux de concentration de substances opaques, dans ce milieu.

Nous ferons varier la densité optique du milieu par incorporation progessive d'un colorant neutre (l'encre de Chine).

Nous étudierons les variations de plusieurs éléments caractéristiques du comportement en fonction de la densité optique, notamment l'amplitude totale des phases, et l'indice relatif de photopositivité de la population, lorsqu'un certain état de stabilisation est atteint, et éventuellement l'orientation axiale.

Si nous tenons compte du fait que chaque expérience, pour une densité optique donnée, doit durer au moins trente minutes, et qu'en outre l'indice de photopositivité en période de stabilisation est fonction de l'heure de la journée à laquelle on opère, nous devrons éliminer l'influence de l'heure par la méthode des permutations circulaires, déjà utilisée précédemment.

On remplace simplement l'ordre des éclairements à l'entrée de la cuve par l'ordre des densités optiques utilisées, qui sont au nombre de quatre et qui seront réalisées de la façon suivante :

Milieu aquatique pur - 1 goutte d'encre de Chine - 2 gouttes - 3 gouttes.

Si l'on mesure l'éclairement à l'entrée et à la sortie de la cuve on se rend

compte qu'avec 1 goutte d'encre de Chine, l'éclairement à la sortie est le 1/4 de l'éclairement à l'entrée . Avec 2 gouttes, il est le 1/23 et avec 3 gouttes, il est le 1/128 de l'éclairement à l'entrée . Rappelons qu'en milieu pur, l'éclairement à la sortie de la cuve est sensiblement égal à la moitié de l'éclairement à l'entrée. Nous expérimenterons donc dans l'ordre suivant :

1er jour : Milieu pur - 1 goutte - 2 gouttes - 3 gouttes.
2nd jour : 1 goutte - 2 gouttes - 3 gouttes - Milieu pur.
3ème jour : 2 gouttes - 3 gouttes - Milieu pur - 1 goutte.
4ème jour : 3 gouttes - Milieu pur - 1 goutte - 2 gouttes.

Nous totaliserons les résultats obtenus en quatre jours, pour chaque densité optique, ce qui donnera une répartition statistique moyenne. Comme source lumineuse, nous prendrons une lampe de projection fixe de 200 watts (température de couleur 3100°K) et nous commencerons par des individus adaptés à une lumière du jour normale et déposés brusquement dans le plan médian longitudinal à l'extrémité distale. Nous étudierons ensuite les variations d'indice pour des animaux ayant subi une obscuration prolongée. Nous pourrons procéder de la même manière que précédemment mais avec cette différence que nous ne sommes plus obligés de tenir compte de l'heure et d'effectuer nos tests selon le principe des permutations circulaires du fait que le rythme nycthéméral de photopositivité n'existe pas chez les animaux complétement désadaptés à toute lumière. En utilisant une vingtaine d'animaux à chaque expérience, nous aurons donc 80 individus pour l'ensemble des tests relatifs à une seule valeur de gradient.

D'après ce protocole expérimental, nous constatons qu'en tous les points de la cuve (à l'exception toutefois de la face proximale) l'intensité de l'éclairement varie en raison inverse de la densité optique. On ignore donc à priori si les résultats obtenus ne sont pas dus à la décroissance de l'éclairement plutôt qu'à la croissance du gradient.

C'est la raison pour laquelle, dans une seconde série d'expériences, nous utiliserons un dispositif, qui, au lieu d'associer l'accroissement de la densité optique à l'abaissement d'éclairement, fait varier dans le même sens la densité optique et l'intensité de l'éclairement, en faisant en sorte que les variations de ce dernier facteur ne soient tout de même pas trop importantes. On peut utiliser le même dispositif que le précédent auquel nous adjoignons une série de filtres neutres, de type Wratten , que l'on interpose sur le trajet des rayons lumineux avant leur entrée dans la cuve. On peut associer les filtres les plus absorbants aux gradients les plus faibles, de telle sorte que l'éclairement à l'extrémité distale soit sensiblement constant, quelle que soit la densité optique utilisée. Il devient alors évident que, selon un tel protocole expérimental, la densité optique croît avec les valeurs d'éclairement au sein de la cuve . Il semble pourtant qu'un tel mode opératoire , prévu pour obtenir toujours sensiblement le même éclairement à l'extrémité distale, soit de nature à provoquer au sein de la masse aquatique un étalement d'éclairements trop important. Il suffit de songer qu'avec une concentration de 3 gouttes, on obtient à l'extrémité distale un éclairement qui est le 1/128 de l'éclai-

tement de l'entrée. Cependant il est possible d'améliorer un tel mode d'expérimentation. Si en effet on considère que, dans les éclairements moyens, que nous avons l'habitude d'utiliser, la grande majorité, pour ne pas dire la presque totalité des animaux se situent, au bout de quelques minutes, entre la face proximale et le milieu de la cuve, on peut faire en sorte d'obtenir, par l'adjonction de filtres appropriés, le même éclairement au milieu de la cuve, pour toutes les valeurs de densité optique expérimentées. Dans de telles conditions, en effet, le rapport entre l'éclairement le plus fort et l'éclairement le plus faible réalisé dans la moitié la plus éclairée de la cuve est de $1\sqrt{128} = 1/11$, puisque l'absorption obeit à la loi de BERR-LAMBERT. Le protocole expérimental devient alors réalisable avec les filtres dont nous disposons.

Les éclairements E_M (à la position médiane de la cuve) et E_D à l'extrémité distale sont donnés en fonction des éclairements E_p par le tableau suivant :

concent. encre Chine :	Mil. pur	1 goutte	2 gouttes	3 gouttes
E_m	$E_p \times 0,707$	$E_p/2$	$E_p/4,7$	$E_p/11$
E_d	$E_p/2$	$E_p/4$	$E_p/23$	$E_p/128$

Pour simplifier, nous associerons l'absence de filtres à la plus forte densité optique (dosage : 3 gouttes). De cette manière, avec un dosage de 2 gouttes, il suffit d'utiliser un filtre dont l'absorption est de 60%, c'est-à-dire le N040, et, avec une goutte un filtre qui absorbe 80%, c'est-à-dire le N070 ou le N040 et le N030 conjugués. Enfin en milieu pur, nous utiliserons un ensemble de filtres qui ne laisse passer que 10% environ de lumière, c'est-à-dire : N020, N030 et N040.

Nous utiliserons comme source lumineuse une lampe de 200 watts, de telle sorte que l'éclairement à l'entrée de la cuve sera donné dans le tableau suivant :

Densités optiques :	E_p	E_m	E_d
Dosage 3 gouttes :	5274	480	41
Dosage 2 gouttes :	2162	460	94
Dosage 1 goutte :	1055	527	264
Milieu pur :	633	466	332

Comme on le voit, nous n'avons pu réaliser, de façon rigoureuse, l'égalité des éclairements au milieu de la cuve. Notons toutefois que l'écart médian des Em par rapport à la moyenne de ceux-ci ne dépasse pas 4,5% (moyenne 483 lux).

Ensuite nous opérerons avec des animaux suffisamment obscurés, en utilisant comme source lumineuse une lampe de 100 watts (au lieu de 200 w.) de manière à ne pas prolonger les phénomènes d'adaptation, relativement longs. Comme dans le cas de l'absence de filtres, nous introduirons nos animaux dans la région distale.

Nous allons maintenant étudier la durée de stationnement à l'extrémité distale, en fonction de la densité optique du milieu, à l'éclairement constant. Nous devons faire en sorte qu'à l'extrémité distale l'éclairement soit constant quelle que soit la valeur du gradient ; on peut y parvenir par des filtres neutres appropriés. C'est ainsi qu'avec un milieu aquatique pur, nous disposons à l'entrée de la cuve, sur le trajet des rayons lumineux, trois filtres neutres semblables transmettant chacun seulement 1/4 de l'énergie rayonnante reçue, de telle sorte que l'ensemble des trois filtres ne transmettra que 1/4x1/4x1/4=1/64 de l'éclairement reçu. Comme l'absorption énergétique de notre cuve d'un bout à l'autre en milieu pur, est de moitié, nous en concluons que l'éclairement à l'extrémité distale, pour le cas considéré est E_p / 128, c'est à dire la même qu'avec 3 gouttes en solution et sans filtre . Avec une goutte en solution, nous prenons une association de filtres qui ne transmettent que 1/32 de l'énergie reçue, et à une solution de 2 gouttes nous associons 2 filtres dont l'un transmet 25% et l'autre 80% de l'énergie reçue. Dans les quatre cas, l'éclairement à l'extrémité distale sera de 16 lux environ avec une lampe de 100 watts.

Cette dernière expérience, nécessairement très courte, puisqu'en général les animaux ne stationnent que peu de temps à l'extrémité distale, est nécessaire pour justifier le protocole expérimental antérieur consistant à réaliser, au moins en première approximation, l'égalité des éclairements au milieu de la cuve quelle que soit la densité optique.

En ce qui concerne l'étude du gradient avec de très forts éclairements, il nous a été seulement possible de tenter l'expérience élémentaire suivante : Nous avons dilué dans l'eau d'un cristallisoir contenant des Daphnies, et exposé à la lumière solaire, 3 gouttes d'encre de Chine (pour trois litres d'eau environ) et nous avons observé le comportement des animaux. Il ne semble pas que ce comportement soit très différent de celui des animaux évoluant dans un milieu limpide et dans les mêmes conditions d'éclairement; Tout ce qu'on peut dire c'est que l'activité motrice des animaux est moins importante et que l'axe longitudinal du corps est plus près de la verticale.(1)

9°) - Modes d'utilisation des substances pharmacodynamiques propres à modifier la photocinèse.

Le protocole expérimental est le même que le précédent, avec cette différence toutefois que nous remplaçons l'encre de Chine par la substance neurostimulante (Génostrychnine) ou la substance neuroleptique (Chlorpromazine).

REMARQUE. - Il serait possible d'étudier le comportement des Daphnies en fonction d'un gradient transversal, c'est-à-dire perpendiculaire à la direction des rayons lumineux, en utilisant comme dispositif expérimental l'appareil de YERKES. Cependant un tel dispositif crée un gradient présentant de grandes irrégularités ; par ailleurs le comportement photocinètique de nos animaux est constamment vicié par des contacts extrêmement nombreux avec les parois transversales, tant et si bien que les résultats qu'on peut obtenir à l'aide d'un tel protocole expérimental ne peuvent être considérés comme valables.

Bien entendu, selon le processus habituel , nous avons étalé sur quatre journées l'ensemble de l'expérimentation. Nos observations ont porté sur des populations et nous avons calculé, pour chaque dosage d'excitant considéré, et à chaque instant considéré, l'indice de photopositivité de la population.

Nos premières expériences ont débuté un 20 Mars sur des populations adaptées à une lumière du jour normale ; nous avons utilisé notre cuve habituelle éclairée longitudinalement par une lampe de 100 watts. Pour chaque expérience, d'une durée de 30 minutes, nous avons mesuré l'activité absolue A de la population, exprimée par le nombre d'individus passant d'une région de la cuve à une autre. Après la série d'expériences de quatre jours, nous calculons l'activité relative globale pour chaque dosage étudié, en évaluant le quotient de la somme des activités absolues par le nombre total d'animaux. Le nombre des animaux testés pour l'ensemble des quatre expériences relatives à une valeur de dosage déterminé variera peu : 130 à 140 individus.

Nous procéderons, si besoin est, à une autre série d'expériences quelques jours plus tard, avec d'autres animaux bien entendu, mais en mettant en œuvre les mêmes valeurs de dosage que précédemment.

ETUDE SOMMAIRE DE L'ANATOMIE SENSORIELLE

Il semble que parmi les auteurs ayant effectué des recherches sur le "phototropisme" de Daphnia pulex, aucun n'ait jugé utile d'étudier le lien existant entre les réactions motrices occasionnées par la lumière, et l'excitation produite par celle-ci au niveau des organes photo-sensibles. Nous pensons pourtant que la connaissance des lois de variation de l'intensité de la réponse motrice en fonction de l'excitation au niveau des photorécepteurs (laquelle peut être tout-à-fait différente, comme on le verra aisément, de la valeur de l'éclairement à l'entrée de la cuve expérimentale) est essentielle, car elle seule permettrait de faire abstraction des particularités propres à chaque espèce, et d'aboutir éventuellement à des généralisations intéressantes dans le domaine des lois relatives aux réactions d'origine photique. Or pour atteindre ce but, il est évident que l'étude de l'anatomie sensorielle est indispensable.

Il importe toutefois de considérer qu'un tel genre d'études ne présente qu'un intérêt assez limité dans le cas d'animaux possédant une photosensibilité extra-oculaire (improprement dénommée dermatoptique ou photodermique par certains auteurs, car cette sensibilité n'est pas localisée, semble-t-il, dans des organes différenciés). Le support histologique d'une telle sensibilité, laquelle est responsable, pour une bonne part, des réactions motrices d'origine photique, comme l'a montré VIAUD, est donc très difficile, pour ne pas dire impossible à définir. Nous verrons cependant, dans la suite de ces recherches, que l'étude de l'anatomie sensorielle est fort utile, même lorsque l'espèce étudiée manifeste une photo-sensibilité extra-oculaire, comme c'est le cas pour Daphnia pulex.

Dans ses "Recherches expérimentales sur le phototropisme des Daphnies" (1938 et 1947) Viaud a montré, en s'appuyant sur les recherches de SCHULZ (1928), que l'œil nauplien de Daphnia pulex, qui est un œil régressé comportant 3 ou 4 ocelles, ne joue aucun rôle, ni dans la vision, ni dans le "phototropisme" et que seuls deux types de sensibilité (la sensibilité de l'œil composé et la sensibilité dite dermatoptique) sont responsables du déclenchement des réactions motrices d'origine photique. La photo-sensibilité extra-oculaire n'ayant aucun rapport anatomique bien défini, c'est surtout l'œil composé que nous allons étudier, c'est-à-dire l'architecture interne de ses différentes ommatidies, et leurs directions respectives par rapport au faisceau de fibres post-rétiniennes et au ganglion cérébroïde, ainsi que la position de tous ces organes par rapport à la direction générale des rayons lumineux incidents. Enfin, il sera intéressant d'établir dans quelles proportions l'énergie lumineuse est absorbée ou arrêtée avant de parvenir à ces organes, en fonction de la direction de la lumière incidente. Comme chez beaucoup de crustacés, l'œil composé de Daphnia pulex se présente sous une forme à peu près sphérique, légèrement aplatie à l'endroit du point de départ des fibres nerveuses post-

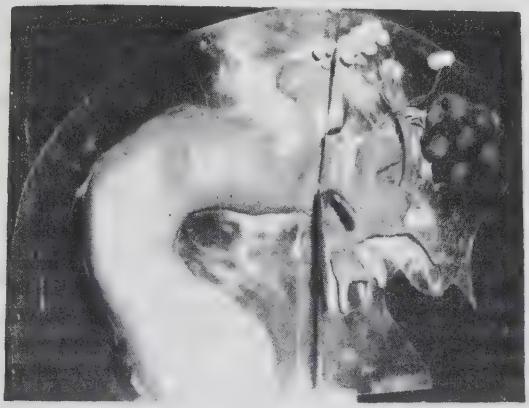
retiniennes, avec des ommatidies réparties de façon homogènes, (sauf bien entendu sur la surface de raccordement du faisceau précité) et orientées dans presque toutes les directions de l'espace ; dans l'espèce étudié, les ommatidies sont au nombre de 22 et sont isolées photiquement les unes des autres par une forte pigmentation mélanique.

Etant donné que nous avons, la plupart du temps, opéré en lumière parallèle horizontale, avec une source lumineuse ponctuelle, et que dans ce cas, comme nous le verrons par la suite, les animaux manifestent un "réflexe de symétrie" qui consiste à diriger ou à maintenir le plan sagittal dans la direction de la source, nous avons jugé utile d'effectuer nos coupes selon ce plan, qui a par ailleurs une position géométrique privilégiée puisque c'est le plan de symétrie de l'animal.

Ces coupes montrent que Daphnia pulex a des ommatidies dirigées vers l'arrière, c'est-à-dire en direction du tube digestif. Elles paraissent d'ailleurs un peu plus courtes que leurs homologues dirigées vers l'avant et n'empêchent pas, à priori, une vision distincte de l'animal vers l'arrière. Il est vraisemblable que cette vision doit être atténuée fortement, du fait que les rayons ont à traverser une épaisseur céphalique de 10 à 15 fois plus grande, selon la position de l'axe longitudinal par rapport à la direction du (ou des) rayons(s) lumineux considéré(s).

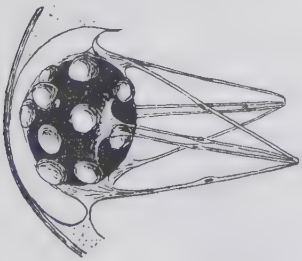
Le rôle privilégié et exclusif de l'œil composé réapparait lorsqu'on procède à des expériences comparatives entre l'action de la lumière diffuse et celle de la lumière dirigée émanant d'une source ponctuelle . L'angle maximum d'une ommatidie est en effet très faible (de l'ordre de 1 à 2°) ce qui entraine l'élimination, à l'entrée, de la presque totalité de l'énergie lumineuse diffuse.

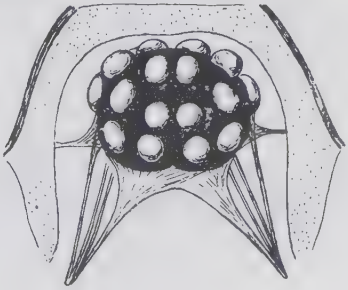
Les photos ci-contre, 1, 2 et 3 représentent une maquette réalisée à Rennes, au laboratoire de Mr le Professeur RICHARD ; cette maquette est la reconstitution, dans l'espace, à l'echelle 800, de la partie supérieure du corps de Daphnia pulex. Elles sont intéressantes en ce sens qu'elles nous montrent de quelles manières un rayon lumineux peut venir frapper l'œil composé et quel rôle d'occultation peut jouer le tube digestif. La photo (2) nous montre nettement la position des caeca, et du "jour" qu'ils délimitent avec la partie supérieure du tube digestif. La photo prise de face montre aussi la position des ramifications nerveuses.



Les schémas présentés ci-dessous représentent un œil composé de Daphnie de face et de profil. Ils sont intéressants parcequ'ils nous montrent la disposition des ommatidies orientées dans toutes les directions de l'espace, ainsi que la disposition des muscles qui font pivoter l'œil. Selon RINGELBERG, l'amplitude, maxima de "balayage" dans le plan sagittal est de 140° environ.

1





2

RESULTATS

1°).- Description de l'allure générale des phénomènes chez les animaux adaptés à une lumière diurne normale.

A) Description des phénomènes en fonction de l'orientation axiale et du sens du déplacement.

Bornons nous simplement, pour le moment, aux animaux adaptés à la lumière du jour ; l'observation immédiate d'un certain nombre d'entre eux nous a permis de distinguer d'emblée, trois aspects essentiels de la phototaxie de Daphnia pulex dépendant à la fois de l'orientation axiale de chaque individu et de sa direction générale par rapport aux rayons lumineux :

a) La progression normale, qui est une progression plutôt rapide en direction de la lumière. Elle est caractérisée par une trajectoire très tendue, par une inclinaison très forte de l'axe longitudinal par rapport à la verticale, en général comprise entre 45° et 80°, et la plupart du temps, voisine de 60° (Fig. A). Rappelons à ce sujet que l'axe longitudinal -appelé par certains auteurs, tels que MEDIONI (1958) "axe sagittal"- est défini par deux de ses points : le sommet du segment céphalique et l'appendice terminal de la carapace (épine).

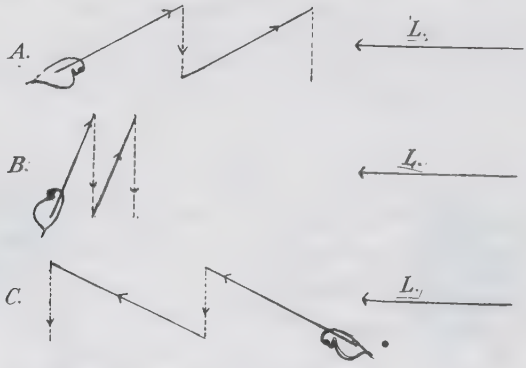
b) La Rétroprogression que nous désignerons ainsi parce qu'elle consiste en une nage sur le dos et à reculons, en direction de la source lumineuse ; dans ce mode de progression, l'animal tourne donc le dos à la lumière tout en se dirigeant vers elle (B).

L'axe longitudinal fait avec la verticale un angle assez faible (moins de 30° la plupart du temps).

c) La Rétrogradation qui est la photocinèse de l'animal en phase négative. La Daphnie fuit la lumière en lui tournant le dos ; l'angle que fait l'axe du corps avec la verticale peut être compris entre 0 et 80°.

d) Observations complémentaires des trois types de progression.

Dans les trois types de progression précités, le plan sagittal est presque toujours vertical dans le cas de notre dispositif expérimental, et bien souvent parallèle à la direction des rayons lumineux. Une Daphnie en rétroprogression est toujours faiblement attirée vers la lumière. Avec une lampe de 200 watts, sa vitesse est en général inférieure à 8 cms/min. (vitesse moyenne); au contraire, un individu en progression normale subit une forte impulsion photocinètique et sa vitesse, calculée d'après les déplacements globaux, mesurés



Position et trajectoire de l'animal ; - A, en progression normale;
B, en rétroprogression;
C, en rétrogradation ;
L, direction générale des rayons lumineux.

le long du plan longitudinal de la cuve, est supérieur à 10 cms/min. Les animaux peuvent adopter l'un ou l'autre mode de progression, puis les deux successivement (progression mixte). Il n y a, entre ces deux aspects de la photocinèse, aucune solution de continuité et l'animal passe insensiblement de l'une à l'autre. La limite entre ces deux modes de comportement est caractérisée par un déplacement nul ou un stationnement dans le sens longitudinal, c'est-à-dire que la Daphnie effectue, selon une verticale bien définie, plusieurs bonds ascendants, alternant avec des mouvements de chute. Il convient de ne pas confondre cet état stationnaire avec celui de l'animal reposant inerte au fond de la cuve et qui se caractérise par une inhibition totale du pouvoir réactogène. Nous considérerons ce dernier cas comme très particulier, puisqu'il implique une liaison mécanique consistant en un contact de l'animal avec la cuve.

Nous pensons que cette liaison mécanique peut modifier la réactivité de l'animal vis-à-vis de la lumière.

Les chemins parcourus par l'animal dans ces trois modes de progression sont, à peu de choses près, égaux en longueur. Il n'en est pas de même pour les durées de chaque mode de comportement, car on doit tenir compte d'arrêts particuliers de l'animal, qui cesse son déplacement dans le faisceau lumineux, sans toutefois entrer en contact avec les parois de la cuve. Nous nommerons ce type de comportement le "photostationnement". Il s'effectue toujours le dos tourné à la lumière et il se prolonge pendant une fraction considérable de la durée d'observation. Si l'on évalue les durées, on se rend compte que la progression normale, du fait de sa rapidité, n'occupe qu'une très faible fraction du temps d'observation relatif à chaque individu (de 3' à 8' seulement). Par contre la durée de chacun des trois autres modes de comportement (rétroprogression, rétrogradation, et photostationnement) est relativement importante (environ 30 à 35% du temps global de la durée de chaque expérience). On peut dire que pendant 92 à 97% de la durée de l'expérience, l'individu tourne le dos à la lumière. Il est très probable que ce pourcentage s'éléverait encore si l'on allongeait la durée de l'expérience, car le mode de progression normale ou rapide se manifeste presqu'exclusivement au début, lors de la premiète phase positive, et se raréfie de plus en plus lorsque l'animal ralentit son déplacement et tend vers un état d'équilibre. Lorsque ce dernier est atteint, les individus observés tournent toujours le dos à la lumière.

B) Variétés de Photocinèse.

La photocinèse, qui représente le mouvement d'ensemble de l'animal (abstraction faite de son orientation axiale) présente deux aspects différents :

a) un comportement positif monotone pour les individus les plus fortement attirés vers la lumière ; c'est la cinèse la plus simple. Les animaux partent de la région la moins éclairée et se dirigent rapidement vers la source. Ils sont arrêtés par l'une des faces carrées de la cuve, la face proximale, au voisinage immédiat de laquelle ils stationnent, le dos tourné vers la lumière jusqu'à la fin de l'expérience.

b) un comportement polyphasique, déjà abondamment décrit par VIAUD. Cette photocinèse est caractérisée par une alternance de phases positives et négatives

elle est marquée par la tendance à un état d'équilibre photocinètique, et sauf exceptions, par le ralentissement de la vitesse de progression.

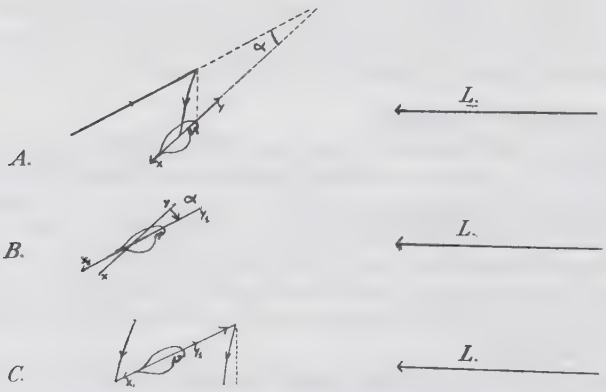
Théoriquement, la photocinèse positive monotone ne comprend guère que deux aspects : la Rétroprogression et la progression dite normale. Dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placés s'ajoute le photostationnement.

La photocinèse polyphasique comprend ces mêmes types de comportement avec en plus la Rétrogradation (phase négative).

C) Etude du mécanisme des mouvements d'orientation.

Il est intéressant maintenant d'étudier comment s'opèrent les divers changements d'orientation axiale et l'examen minutieux des mouvements élémentaires nous permettra de résoudre ce problème, du moins au niveau du comportement.

Comme on le sait déjà, Les Daphnies progressent par bonds successifs et leurs trajectoires présentent un aspect bien connu de ligne "en dent de scie". En fait, ceci est vrai en première approximation, mais ne l'est plus si l'on désire répondre à un plus grand souci d'exactitude ; certes, les positions ascendantes des trajectoires sont sensiblement rectilignes et la direction de l'axe longitudinal du corps se confond sensiblement avec elle. C'est d'ailleurs de cette manière que l'animal rencontre le moins de résistance de la part du milieu aquatique ; toutefois, lorsque l'animal se laisse choir au sein de la masse liquide, sa trajectoire de chute n'est pas rigoureusement verticale en général. L'animal "glisse" alors le long de sa face dorsale et se retrouve déporté en arrière de son point de chute théorique (Fig. 3A). Quant à l'axe du corps, il bascule dans un plan vertical et se rapproche légèrement de la verticale à la suite d'un faible déplacement angulaire ou nutation (10 à 15°). Ensuite l'axe du corps se déplace à nouveau dans le plan vertical, mais en sens inverse, d'une quantité angulaire sensiblement équivalente à la précédente, de telle manière que l'axe longitudinal du corps reprend approximativement

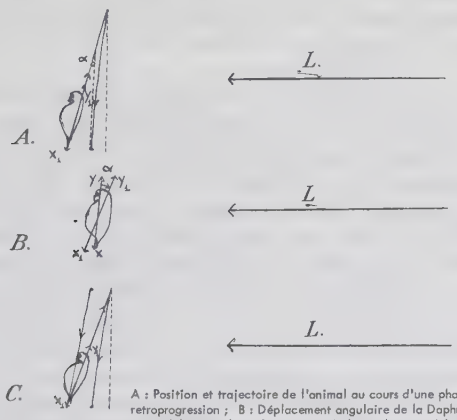


A : Position de l'animal à la fin de la chute ; - B : Position de l'animal au début d'une phase ascendante ; - C: Position de l'animal au cours de la phase ascendante
xy : position de l'axe longitudinal du corps de la Daphnie, à la fin de la chute ;
x_1y_1 : position de l'axe longitudinal en phase ascendante ; α : nutation .

la même direction générale qu'avant la chute. (Fig. 3B) ; ensuite l'animal effectue un nouveau bond ascendant et ainsi de suite (Fig. 3C). Cette description est qualitativement valable, quel que soit le mode de comportement utilisé par l'animal (rétroprogression, rétrogradation ou progression normale).

Si maintenant on interpose sur le trajet des rayons lumineux provenant d'une lampe de 200 watts une plaque de verre dépoli, carrée, située contre la paroi proximale de la cuve de manière à créer de la lumière diffuse, on ne constate aucune rétroprogression, alors que, dans les conditions normales, avec une telle intensité, 30% des individus se mettent en rétroprogression au cours de la première phase et la totalité au cours des phases positives suivantes. Avec une lampe de 100 watts, on obtient de 10 à 15% de rétroprogressions au cours de la première phase et à peu près 100% au cours des phases suivantes.

Il est possible de supprimer totalement les rétroprogressions en lumière parallèle, en opérant avec des éclairements très faibles (disons inférieurs à 10 lux pour fixer les idées). On voit alors les animaux se déplacer en progression normale très lente, c'est-à-dire avec l'axe longitudinal presque vertical et les ommatidies antérieures orientées vers la source ; dès que s'établit le contact entre la paroi de la cuve et l'animal, celui-ci pivote et tourne le dos à la lumière, puis demeure indéfiniment -ou du moins très longtemps- dans une telle position, adossé à la paroi. Une telle réaction axiale d'évitement est, peut-être, nociceptive. Si l'on intercepte le mouvement des



A : Position et trajectoire de l'animal au cours d'une phase ascendante de retroprogression ; B : Déplacement angulaire de la Daphnie dans le plan sagittal (nutation) ; - C : position de la Daphnie au début d'une phase ascendante ; - Les autres notations sont les mêmes qu'à la figure précédente.

animaux avec une lame de verre transparente, et en opérant en lumière très faible ou en lumière moyenne, quelle que soit la distance de la lame de verre aux extrémités transversales, on remarque que les animaux en progression normale pivotent toujours de 180° et persistent à tourner le dos à l'obstacle, aussi longtemps qu'ils demeurent au voisinage de ce dernier.

En revanche, il est possible d'opérer des rétroprogressions en lumière diffuse, avec le verre dépoli, en plaçant derrière celui-ci une lampe de 750 watts, qui donne un flux de plus de 13.000 lumens, de manière à obtenir, au niveau de la paroi transversale proximale, des éclairements variant de 50.000 à 100.000 lux, selon la distance à la paroi.

2°) - Description du comportement d'individus complètement désadaptés à la lumière.

Prenons le cas d'animaux désadaptés à la lumière par obscuration prolongée. Leur comportement présente des variations considérables quantitatives, et aussi qualitatives, d'un individu à l'autre. Dès que les animaux désadaptés à la lumière sont amenés brusquement dans la région distale de la cuve oblongue, ils manifestent des réactions très vives, en forme de "loopings" ou de boucles à peu près circulaires, de 2 à 3cms de diamètre. Ces réactions peuvent se présenter pendant plusieurs minutes (durée très variable selon les sujets) ; elles sont suivies de chocs assez vifs et répétés contre la paroi distale, et on observe ensuite des progressions lentes (rétroprogressions) vers la source lumineuse. Dans quelques cas assez rares, cette phase positive est très lente et monotone, c'est-à-dire unique, mais dans la plupart des cas, la progression est un peu moins lente, et elle est entrecoupée d'un nombre très variable de phases positives et négatives ; ces phases n'ont d'ailleurs qu'une faible amplitude de déplacement (15 à 20 cms au maximum). On peut donc dire que d'une manière générale, lorsque les animaux sont parvenus au milieu de la cuve, c'est-à-dire à environ 30cms de chaque paroi transversale, ils cessent de manifester un comportement hésitant, et se dirigent vers la paroi proximale selon une dernière phase positive de grande amplitude ; quelques uns d'entre eux manifestent même une progression normale ou rapide.

Dans ses premiers travaux sur le "phototropisme" des Daphnies, VIAUD (1938) présente des courbes d'adaptation du type indiqué sur l'un de nos graphiques, figurant les variations de l'élongation (ou chemin parcouru) dans le tube en fonction du temps.

Autrement dit, selon cet auteur, les individus, après chaque phase positive, reviennent à l'origine, c'est-à-dire à l'extrémité distale du tube ; en outre l'amplitude des phases ne cesse de croître. MEDIONI dans ses "Contributions à l'étude psycho-physiologique et génétique du phototropisme d'un insecte : Drosophila melanogaster Meigen" (1960) a repris à son compte ce genre de courbes, dites "d'adaptation" ainsi que l'interprétation que VIAUD en avait donnée. Disons en passant que bien que nous ayons observé, dans notre cuve oblongue, des centaines d'individus en cours d'adaptation, nous n'avons jamais remarqué de type de photocinèse qui pût être représenté par des courbes ayant cette allure ; les individus testés ne revenaient presque jamais à l'extrémité distale. Le type de comportement le plus courant, lors du processus d'adaptation, peut être représenté par des courbes indiquées par ailleurs, qui ressemblent quelque peu (au moins pour certaines d'entre elles) aux courbes de type tétanique, bien connu des physiologistes.

3°) - Indépendance de la position de stabilisation d'une population par rapport à sa position initiale.

Tout d'abord, nous avons voulu comparer la répartition statistique en état d'équilibre pour un départ coté éclairé avec son homologue pour un départ coté distal. Nous avons obtenu les résultats suivants :

Le première expérience fut effectuée un 20 Janvier à 14 h 30 avec 25 animaux

déposés à l'extrémité éclairée de la cuve. La répartition statistique, contrôlée toutes les trois minutes, de la 6ème à la 30ème minutes, se présentait comme suit :

		Instants considérés								
		6'	9'	12'	15'	18'	21'	24'	27'	30'
Nombre d'animaux	Rég. dist.	0	0	0	0	0	1	1	1	3
	Moyenne	2	2	1	2	2	2	3	3	1
	Proximal.	23	23	24	23	23	22	21	21	21

Dans cette expérience comme dans les suivantes, nous prendrons en considération les chiffres de répartition obtenus à la 21ème, à la 24ème, à la 27ème et à la 30ème minutes, c'est-à-dire lorsqu'un certain équilibre statistique est atteint, en additionnant les chiffres obtenus aux quatre instants précités.

Dans le cas présent, nous obtenons pour la région distale : 6 - pour la région moyenne : 9 et pour la région proximale : 85.

Nous allons répéter le même processus à l'expérience suivante, effectuée le même jour à 14 h 15, dans les mêmes conditions d'éclairement avec 17 animaux déposés à l'extrémité distale ; on obtient des résultats semblables aux précédents, c'est-à-dire :

pour la région distale : 6 - pour la moyenne : 3 et pour la proximale : 59, et ainsi de suite en prenant soin d'ordonner les expériences de manière à éliminer autant que possible l'influence du rythme nycthéméral de la photopositivité.

Nous consignerons les résultats chiffrés ainsi obtenus, dans deux tableaux, après avoir fait huit expériences dans chaque série. Nous constatons que le nombre total d'animaux testés dans la série "départ coté éclairé" est de 175 tandis que ce chiffre est de 182 dans la série "départ coté obscur" , on obtient :

Départ coté obscur :
Région (1) : 6+0+3+7+3+5+2+3=29
Région (2) : 3+4+4+5+15+12+3+0=46
Région (3) : 59+36+105+68+106+131+87+61=653

Tableau (1)

Départ coté éclairé :
6+8+1+6+4+2+5+1=33
9+6+2+4+9+0+6+8=44
85+66+145+58+52+74+97+55=632

Tableau (2)

Nous devons, pour obtenir les calculs moyens de l'indice relatif moyen de photopositivité de chaque série, additionner les chiffres situés sur une même ligne horizontale, comme l'indiquent les tableaux. Désignons par I_o un tel indice de la série d'expériences avec départ de l'extrémité distale, et par I_e celui de l'autre série. On peut écrire :

$$I_o = \frac{(653 \times 3) + (46 \times 2) + 29}{182 \times 4 = 728} = 2,85 \qquad I_e = \frac{(632 \times 3) + (44 \times 2) + 33}{709} = 2,84$$

4°) - Variations des répartitions statistiques au cours de la journée.

a) Existence d'un rythme nycthéméral de photopositivité.

Si nous considérons maintenant pour les différentes heures toutes ces valeurs moyennes de l'indice de photopositivité nous nous rendons compte de l'existence d'un véritable rythme nycthéméral. Assez faible le matin vers 9 h 30, l'indice relatif de photopositivité croît lentement pour passer par un maximum vers 14 h et redécroître ensuite lentement en fin d'après-midi et en début de soirée. Toutefois nous avons répété ces expériences de la même manière à des dates ultérieures et nous avons toujours retrouvé la même allure des phénomènes ; l'indice de photopositivité croît jusqu'autour de 14 heures, puis redécroît constamment par la suite, la persistance du phénomène est donc suffisante pour mettre en évidence l'existence d'un rythme nycthéméral de la photocinèse.

Il est à remarquer que, précédemment, nous avons défini seulement une façon d'exprimer quantitativement la photopositivité ; bien qu'il y en ait d'autres, nous pensons que c'est la meilleure qu'on puisse utiliser lorsque la plupart des Daphnies sont polyphasiques, comme c'est le cas dans les conditions expérimentales que nous avons adoptées. Nous avons commencé à opérer entre le 15 Novembre et le 15 Décembre. Citons maintenant quelques chiffres :

1er Décembre 1959 :								
Heures d'expérience :	10h	11h	12h	14h	15h	16h	17h	
Nombre d'individus :	7	9	10	10	8	12	10	
Partie obscure :	5	3	0	0	0	5	6	
Partie médiane :	0	2	6	2	2	4	2	(3)
Partie claire :	2	4	4	8	6	3	2	
Indices absolus :	11	19	24	28	22	22	15	
Indices relatifs :	1,57	2,1	2,4	2,8	2,7	1,8	1,6	

Le 2 Décembre 1959 :								
Heures d'expérience :	10h	11h	12h	14h	15h	16h	17h	
Nombre d'individus :	10	17	11	10	11	13	10	
Partie obscure :	3	8	2	1	0	8	6	
Partie moyenne :	2	5	3	1	5	1	3	(4)
Partie claire :	2	4	4	8	6	4	1	
Indices relatifs :	1,3	1,7	1,8	2,7	2,5	1,7	1,5	

Par la suite nous avons ainsi opéré chaque jour jusqu'au 6 Décembre inclus. Nous obtenons donc un tableau d'ensemble donnant pour chaque jour et chaque heure l'indice relatif correspondant :

Heures d'expérience :	10h	11h	12h	14h	15h	16h	17h	
1er Décembre :	1,5	2,1	2,4	2,8	2,75	1,83	1,6	
2 Décembre :	1,3	1,76	1,82	2,7	2,54	1,69	1,6	
3 Décembre :	1,41	1,95	2,2	2,75	2,7	1,8	1,54	
4 Décembre :	1,52	2	2,08	2,71	2,65	1,75	1,52	
5 Décembre :	1,37	1,86	1,95	2,73	2,68	1,71	1,55	(5)
6 Décembre :	1,42	1,78	2,06	2,76	2,56	1,73	1,51	
E_M :	0,07	0,11	0,14	0,03	0,06	0,04	0,03	
I_M :	1,43	1,91	2,08	2,74	2,64	1,75	1,53	

Comme nous le voyons, les écarts médians, calculés pour chaque heure, des indices relatifs de photopositivité, sont peu importants et dépassent rarement 10%. En tout cas ils sont toujours inférieurs aux moyennes des différences relatives correspondant à deux instants consécutifs d'observation, au cours d'une même expérience, et c'est là le point important.

Un 15 Décembre, nous avons mesuré l'indice de photopositivité à chaque heure, d'un cycle complet de 24 h et nous avons obtenu les résultats suivants en fonction des éclairements à l'entrée de la cuve :

Instants considérés :	12h	13h	14h	15h	16h	17h	18h	19h	20h	21h	22h
I :	2,8	2,9	3	2,7	2,2	2	1,75	1,62	1,4	1,2	1,5
E (lux) :	3000	3000	3000	1500	10	0	0	0	0	0	0

Instants considérés :	23h	0h	1h	2h	3h	4h	5h	6h	7h	8h	9h	10h	11h	12h
I :	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1,2	1,9	2,4	2,8
E (lux) :	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	640	1500	3000	3000

(6)

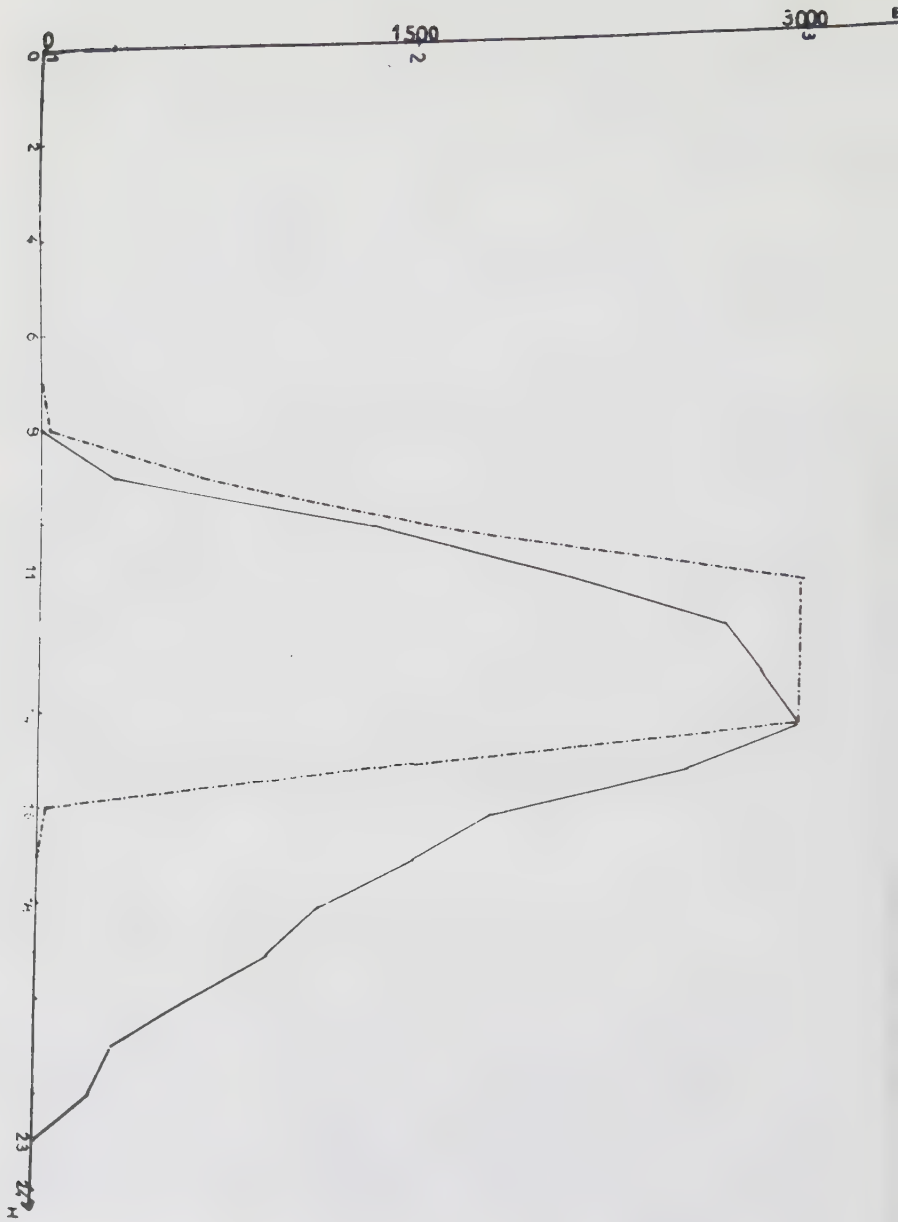
Nous remarquons que les animaux atteignent leur indice minimum de photopositivité vers 23 h. Autrement dit, tous les animaux soumis à l'expérience demeurent dans la région distale de la cuve. Une faible proportion manifeste des réactions algiques (20 à 30%) pendant quelques minutes, et en fin d'expérience tous les animaux testés reposent immobiles dans le fond de la cuve ou stationnent contre les parois latérales, tournée vers l'extrémité distale, autrement dit le dos tourné vers la lumière. Un tel comportement se répétera toutes les heures de la nuit, jusqu'à 8 heures du matin, y compris. Puis l'indice de photopositivité s'élèvera lentement à partir de 9 heures (voir schéma)

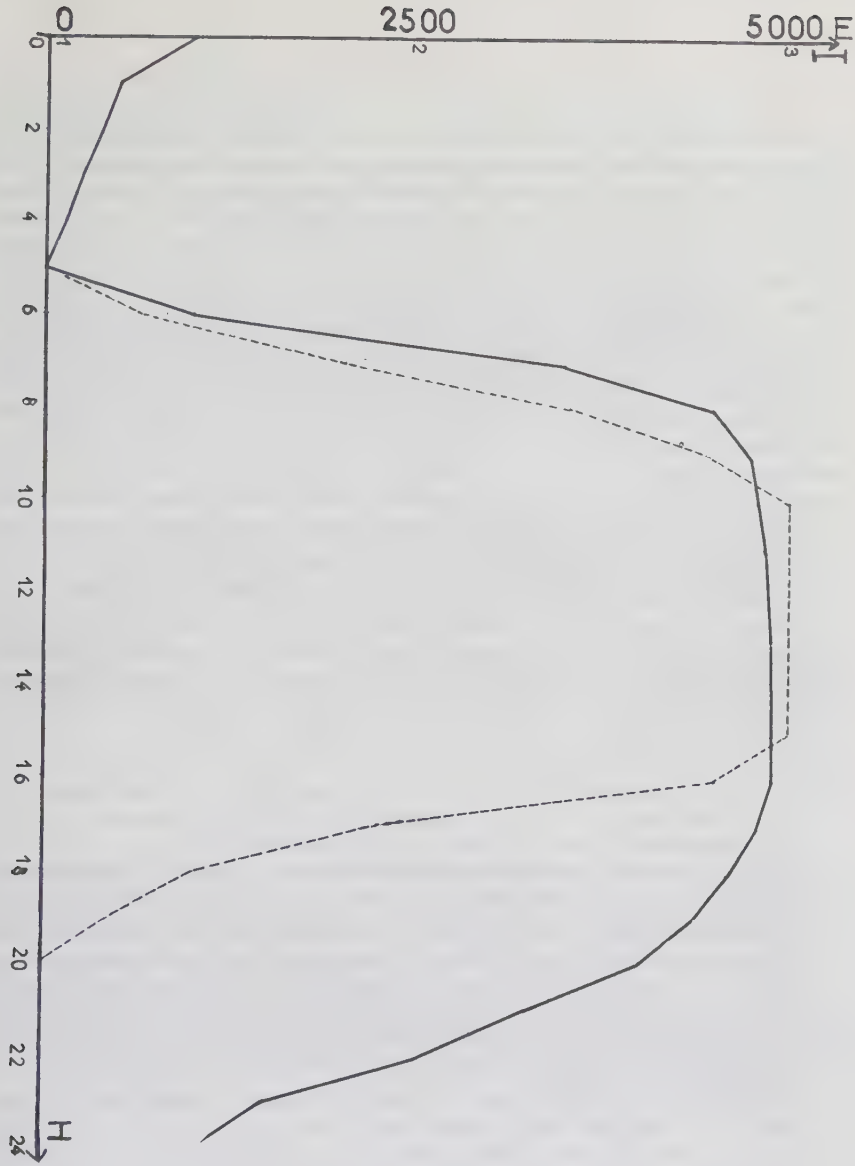
Cependant, pour mieux dégager l'allure générale des phénomènes, nous avons tenu à expérimenter à une date d'Eté, lorsque les conditions d'excitation photique dans le milieu écologique sont tout-à-fait différentes ; c'est ainsi qu'une série d'observations effectuées le 12 Août dans des conditions expérimentales identiques aux précédentes, nous a donné les résultats suivants : (voir courbe).

Instants considérés :	4h	5h	6h	7h	8h	9h	10h	11h	12h	13h	14h	15h
E (lux) :	0	10	800	2500	3500	4500	5000	5000	5000	5000	5000	5000
I :	1,05	1	1,4	2,4	2,8	2,9	2,92	2,94	2,95	2,96	2,96	2,96

Instants considérés	16h	17h	18h	19h	20h	21h	22h	23h	0h	1h	2h	3h
E (lux) :	4500	2200	1000	400	5	0	0	0	0	0	0	0
I :	2,96	2,92	2,85	2,7	2,6	2,3	2,2	1,6	1,4	1,2	1,15	1,1

Les chiffres exprimant l'indice relatif de photopositivité révélent déjà l'existence présignalée du rythme nycthéméral de photopositivité. Or nous pouvons constater que l'heure à laquelle ce maximum a lieu ne coincide pas avec celle qui marque le maximum d'éclairement pour la journée (en principe Midi, heure locale).


0
1500
3000
0
2
4
6
9
11
23
27
H



LEGENDE :

En pointillés : courbe de variation de l'éclairement au cours de la journée
En traits pleins : courbe de variation de l'indice de photopositivité après stabilisation de l'échantillonage testé.
En abscisses : heures d'expérimentation.
En ordonnées : { à droite - indices de photopositivité aprés stabilisation
à gauche - éclairement subi par les animaux avant expérimentation

Cependant une telle heure est fonction de la configuration du terrain avoisinant le bassin d'origine de nos animaux, et des variations, en cours de la journée, des indices d'éclairement au niveau de ce bassin. Il convient également de tenir compte, dans une moindre mesure peut-être, des variations de l'indice d'éclairement au niveau du cristallisoir dans lequel sont déposées les Daphnies, entre le moment de la pêche et le moment de l'expérimentation. Au cours des périodes précitées, nous avons donc effectué quelques mesures photomètriques, avec une cellule Réalt, au niveau du bassin Dunal situé dans le jardin des plantes de Montpellier, puisque c'est dans ce bassin qu'ont été pêchés tous les animaux qui furent expérimentés au cours de nos recherches. Nos mesures effectuées par temps clair et ensoleillé autour du 15 Octobre nous ont permis de noter les indices suivants au niveau de la surface du bassin :

9h : 1600 lux - 10h : 3000 - 11h : 6000 - 11h30 : 4200 - 14h : 1600

Par temps couvert, des mesures photomètriques effectuées à peu près à la même époque et au même endroit ont abouti aux résultats suivants :

9h : 1300 lux - 10h : 1600 - 11h : 3000 - 11h30 : 4200 - 14h : 1600

Comme on le voit, dans cas comme dans l'autre, le maximum d'éclairement reçu a lieu vers 11h (heure légale) ; étant donné que le maximum d'indice de photopositivité a lieu vers 14h, on se rend compte que le temps de latence est relativement important.

REMARQUE . - Nos mesures effectuées au niveau de notre cristallisoir, au laboratoire, ont permis de mettre en évidence des indices sensiblement équivalents aux précédents ; c'est encore vers 11 h que se situe le maximum d'éclairement. Il faut signaler à ce sujet que le cristallisoir est constamment placé près d'une fenêtre dans un endroit particulièrement lumineux ; c'est pourquoi la luminosité relevée à cet endroit est sensiblement équivalente à celle que l'on peut noter au niveau du bassin Dunal situé dans un bas-fond et entouré de verdure (ce qui absorbe considérablement la lumière diffuse) tandis que des arbres relativement élevés font écran aux rayons du Soleil après 11 h du matin. Il s'agit là d'un heureux concours de circonstances, car, jusqu'au moment de l'expérimentation, l'induction du rythme nycthéméral par les conditions de l'éclairage ambiant ne subit pas d'altération, ce qui simplifie le problème. C'est une particularité assez exceptionnelle, car dans les conditions les plus habituelles, les éclairements notés à l'intérieur même dans les pièces relativement éclairées, sont nettement inférieurs à ceux que l'on peut relever dans la Nature.

L'observation du diagramme du rythme nycthéméral de photopositivité met nettement en évidence l'existence de trois latences, fort inégales :

Le matin, vers 8h en période d'Hiver et vers 5h en période d'Eté il y a un moment de latence très bref (une heure environ) ; elle se manifeste, soulignons-le, en période d'excitation photique croissante.

La seconde, déjà signalée, a lieu vers le milieu de la journée, et elle se

produit en période d'excitation photique légèrement décroissante. Elle dure environ 3 heures (de 11h à 14h) ;

La troisième, de loin la plus importante, a lieu le soir, c'est-à-dire entre 16h et 23h en période d'Hiver et après 21h en période d'Eté (entre 21h et 4h du matin). Puisque l'éclairement diurne s'annule vers 16h (en Décembre) et vers 20h (au mois d'Août) cette latence peut être considérée comme une extinction.

b) Persistance du rythme nycthéméral de photopositivité après obscuration.

On constate la persistance du rythme nycthéméral avec maximum de photopositivité vers le milieu de la journée, moins accusé toutefois que celui des Daphnies ayant toujours été soumises à des conditions normales. Après 24h d'obscuration on trouve comme valeur d'indice :

à 9h : 1,5 à 13h30 : 2,03 et à 16h : 1,61

(ces observations ont été faites en Novembre).

Si maintenant, nous prenons des individus ayant subi une obscuration de deux jours, nous constatons que le nivellement des indices s'accentue, ce qui montre qu'il y a des extinctions du rythme nycthéméral, lequel est à peine esquissé. Citons, par exemple, les chiffres notés au cours d'une expérience réalisée le 3 Décembre 1959, après 2 jours d'obscuration :

Heures d'expérience :	9h30	11h	12h	14h	15h	16h	17h	(7)
Indices relatifs :	1,26	1,3	1,4	1,5	1,5	1,4	1,2	

Enfin, on peut admettre qu'après trois jours d'obscuration totale la photopositivité est sensiblement constante aux diverses heures de la journée (l'indice relatif étant de 1,1 à 1,2 autour du 5 Décembre) et que par conséquent le rythme nycthéméral a complètement disparu. On constate en outre que, pour des heures déterminées, les indices relatifs décroissent constamment d'une journée à l'autre au fur et à mesure que croît la durée d'observation, ce qui est normal, puisqu'il y a lente désadaptation à la lumière (ou si l'on veut : récupération). Il est juste de se demander si l'extinction du rythme nycthéméral n'est pas due, au moins en partie, aux nouvelles conditions thermiques auxquelles les animaux sont soumis, vu que la température du laboratoire est sensiblement uniforme et constante. On sait en effet que ROSE dans son travail sur les migrations nycthémérales du plancton a mis en évidence l'influence considérable sur de telles migrations, des variations thermiques du milieu ambiant. Cette influence est comparable à celle des variations d'éclairement. Nous avons donc, exceptionnellement, répété notre expérience à la même époque avec des animaux ayant séjourné 5 à 6 jours au moins dans notre laboratoire, près d'une fenêtre bien éclairée, à un endroit ou les variations d'éclairement, sont comme on l'a vu, comparables à celles que l'on peut noter dans leur milieu naturel. Nous avons ainsi obtenu les résultats suivants pour des animaux adaptés à la lumière du jour :

Heures d'expérience :	10h	11h	12h	14h	15h	16h	17h	(8)
Indices relatifs :	1,35	1,71	1,8	2,54	2,5	1,65	1,4	

Comme on le voit le maximum est presqu'aussi accusé par rapport aux indices notés aux heures terminales, que son homologue l'est dans le cas d'animaux tout fraîchement pêchés.

5°) - Importance du réflexe photodorsal.

a) Observations générales.

Introduisons maintenant dans le milieu aquatique une vingtaine d'individus exposés jusqu'ici à la lumière du jour. La lampe supérieure étant allumée au-dessus de notre cuve-cristallisoir, les animaux manifestent des réactions de nage tout-à-fait normales et comparables à leurs réactions en milieu naturel.

Si nous mettons sous tension la lampe inférieure au moment précis où nous supprimons la source lumineuse supérieure, nous pouvons commencer à observer quelques réactions photodorsales. Celles-ci, très rares au début, deviennent progressivement plus nombreuses à mesure que se poursuit l'expérience. Au bout de trente minutes, plus de la moitié des animaux testés manifestent la réaction photodorsale. Si nous ouvrons alors le circuit de manière à créer dans le milieu l'obscurité la plus complète, que nous maintenons pendant un temps suffisamment long, (une demi-heure par exemple) nous nous rendons compte au bout de ce laps de temps, en rétablissant la lumière dans la partie supérieure, que toutes les Daphnies manifestent une nage normale, ce qui prouve bien que nos animaux, bien que dépourvus de statocystes sont dotés d'un certain sens statique indépendant de toute excitation photique. Si donc, nous mettons sous tension la lampe inférieure en même temps que nous supprimons la source lumineuse supérieure, une partie des quelques vingt individus obscurés depuis un certain temps dans la cuve-cristallisoir manifestent progressivement le réflexe photo-dorsal, si bien qu'à la 20ème minute, il y a égalité entre le nombre des Daphnies "normales" et le nombre de leurs congénères en réaction photodorsale.

Ce n'est qu'à la 30ème minute que presque tous les animaux tournent le dos à la lumière ; deux individus persistent cependant dans un comportement normal. Au début de l'expérience, on observe chez un petit nombre de Daphnies (de15 à 25%) des réactions de manège assez vives, analogues à celles que l'on a observées avec des animaux suffisamment obscurés et brusquement illuminés, réactions selon lesquelles les individus testés décrivent dans les plans verticaux des boucles presque circulaires de 2 à 3cms de diamètre.

Dans la plupart des cas, les animaux ont un axe longitudinal presque vertical et avancent très lentement en progression normale , ce qu'ils ne font jamais lorsque la lumière excitatrice est horizontale, du moins dans les intervalles d'éclairement où nous avons opéré. Si maintenant nous répétons l'expérience avec des Daphnies adaptées à la lumière du jour, on constate que celles-ci manifestent très tôt des réactions photodorsales. Dès la mise sous tension de la lampe inférieure, un certain nombre d'individus "piquent" vers le bas, c'est-à-dire vers la lumière excitatrice. Au bout d'un certain temps on trouve un grand nombre d'animaux en contact avec le fond de la cuve, couchés sur le dos, à l'horizontale, assez agités d'ailleurs. De temps en temps, ils présentent la face ventrale à la lumière, mais ils restent très peu de temps dans cette position. Manifestement il y a antagonisme entre le sens statique et le sens photodorsal, antagonisme qui se manifeste par des mouvements assez vifs en forme de "boucles" qu'entrecoupent des périodes de repos sur le dos.

b)Cas d'inhibition du réflexe photodorsal.

1°)En lumière diffuse.-

Si maintenant on interpose un verre dépoli entre la cuve et la lumière venant du bas nous constatons, en opérant avec des Daphnies obscurées depuis un temps suffisant, que celles-ci manifestent une nage normale ; leur axe longitudinal est bien souvent vertical ; la plupart progressent très lentement ; quelques unes sont en progression moins lente avec la face ventrale tournée vers le bas, c'est-à-dire vers la lumière. Donc, en général, on n'observe pas de réaction d'évitement et pas de réflexe photodorsal. C'est à peine si on peut compter deux animaux sur 20 qui présentent cette réaction à la 30ème minute. Nous avons effectué, à plusieurs reprises, à la saison froide, l'expérience ci-dessus décrite de mise en évidence du réflexe photodorsal vers des animaux obscurés depuis 12 heures au moins. Le 19 Décembre en milieu aquatique normal, avec une lampe de 150 watts, placée sous la cuve et un verre transparent (lumière directionnelle) nous constatons qu'à la 19ème minute seulement, de l'expérience, deux Daphnies sur 20 manifestent le réflexe photodorsal, entrecoupé de mouvements rapides et désordonnés. A la 30ème minute, quatre seulement le manifestent, alors qu'on en remarque 5 à la 32ème, et 7 à la 34 ème. A la 42ème minute, 5 animaux seulement sont en nage normale; on en trouve encore 4 à la 52ème et à la 60ème minute.

REMARQUE : Au début de cette expérience, les animaux fuient la région centrale de la cuve selon une direction radiale, pour manifester ensuite tout le long de la paroi de la cuve, un mouvement circulaire selon une trajectoire constamment perpendiculaire au rayon lumineux incident, et déterminée en partie par la paroi du cristallisoir.

Pour une étude plus approfondie du comportement en lumière diffuse, nous avons procédé à une autre double série d'expériences destinée à comparer le comportement en lumière diffuse avec le comportement en lumière radiale, et nous avons constaté que les différences entre les chiffres obtenus sont considérables . Nous remarquons qu'avec le verre transparent ordinaire, les réactions photodorsales se déclenchent dès le début de l'expérience; en fin d'expérience il ne reste que cinq individus en nage normale, qui d'ailleurs évoluent dans le milieu de telle sorte que leurs ommatidies antérieures évitent la lumière. Au contraire, avec le dépoli, au bout de 30 minutes d'expérimentation, il y a encore 12 animaux sur 20 en nage normale. Les différences sont si accusées que nous n'avons pas jugé utile de procéder à une étude systèmatique complète.

2°)Inhibition saisonnière.

Si peu de Daphnies, du moins au début, manifestent le réflexe photo-dorsal, en fait presque toutes ont, par rapport à la lumière excitatrice, des réactions d'évitement.

Considérons les résultats numériques obtenus dans une expérience réalisée le 19 Décembre, et comparons-les à ceux que nous avons obtenus au cours d'une expérience effectuée le 15 Novembre, dans le tableau suivant :

15 Novembre	19 Décembre	Δ	Instants considérés
20 animaux testés			
Nombre d'animaux en nage normale			
10	18	8	19'
0	16	16	30'
0	15	15	32'
0	13	13	34'
0	5	5	42'
0	4	4	52'

Nous devons préciser que notre observation des animaux a été continue et que les animaux ayant passé de la nage normale à la nage sur le dos ne reviennent plus en nage normale.

Pour achever de mettre en évidence le phénomène saisonnier, nous avons jugé bon de recommencer une série de deux expériences, mais effectuées toutes deux à la même époque. Nous avons choisi les mêmes heures et le même nombre d'animaux, le 16 et le 17 Novembre. Nous avons remarqué que, pour un instant donné, la différence entre les deux dates, relative au nombre d'animaux, ne variait pas de plus de deux unités. On a fait les mêmes constatations pour deux expériences effectuées respectivement les 20 et 21 Décembre, de même, pour deux dates, quelles quelles soient, prises parmi les 15,16 et 17 Novembre. Nous avons enfin expérimenté les 19,20 et 21 Décembre, et nous avons fait les mêmes constatations. Nous avons calculé pour chaque instant considéré les écarts médians entre les nombres d'animaux en nage normale pour toutes les dates précitées. Nous avons constaté que ces écarts médians étaient de l'ordre de 5%, ce qui correspond à une variation moyenne de 1 unité sur 20 animaux testés. De tels écarts sont nettement inférieur aux différences Δ , relevées dans le tableau ci-dessus.

3°)Inhibition par la Chlorpromazine.

Nous avons procédé à une série d'expérience de 6 jours, destinée à comparer l'action du Largactil (dans la proportion de 15 gouttes pour 4,5 l d'eau) en alternant d'un jour à l'autre l'emploi du Largactil et celui du milieu pur, et en opérant toujours à la même heure de la journée.

Pour chaque instant et chaque dosage de Largactil dans la cuve, nous avons calculé le nombre moyen d'animaux en arrondissant à l'entier le plus proche. Nous avons abouti aux résultats suivants :

Animaux en progression normale		Instants considérés (en minutes)
Avec Largactil	Milieu pur	
18	15	10
12	10	20
11	3	25 (10)
11	1	30
10	0	40
9	0	60

4°)Inhibition par obscuration préalable.

Supposons enfin que nous répétions la double série d'expériences en vue de comparer le comportement d'animaux désadaptés à la lumière par suite d'une obscuration suffisamment longue, avec celui d'animaux adaptés à la lumière du jour. Nous constatons que chez ces derniers, le déclenchement du réflexe photodorsal est nettement plus rapide qu'avec des animaux adaptés à l'obscurité. Un tel résultat peut paraître surprenant, de prime abord, si l'on songe que, dans le cas où la lumière excitatrice est horizontale, les réactions photodorsales (rétrogradation, rétroprogression, photostationnement) se manifestent chez tous les animaux (ou presque tous) avec un éclairement incident moyen compris entre 1000 et 10.000 lux. En fait, ce phénomène n'a rien d'étonnant si l'on considère que les Daphnies obscurées ne manifestent qu'une activité cinètique très faible, avec un axe longitudinal à peu près vertical.

5°)Inhibition par sommation des précédents facteurs.

Si on réunit, dans une même expérience, toutes les conditions précitées, propres à créer l'inhibition motrice chez les Daphnies, à savoir : expérimentation en période hivernale et en lumière diffuse avec des sujets préalablement désadaptés à la lumière par une obscuration prolongée, en utilisant un milieu aquatique additionné de Chlorpromazine, on obtient, en faisant la moyenne des résultats, que l'on arrondit à l'entier le plus voisin, les résultats suivants :

Période du 21/12 au 24/12.
Animaux obscurés depuis un jour.
Nombre d'individus testés : 12
Lampe 150 watts. Milieu aquatique : 10g. Larg.

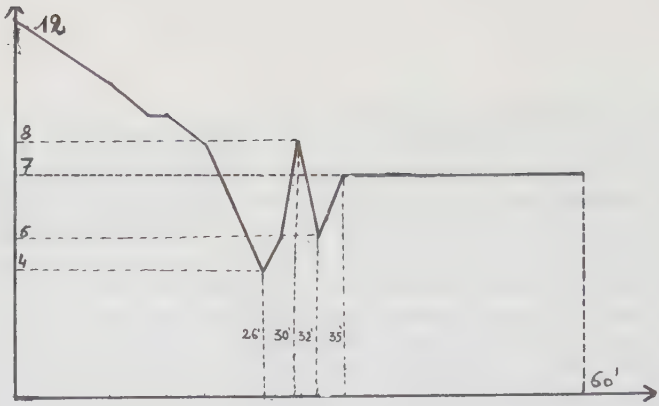
		Nombre d'animaux en nage normale aux instants considérés				
5'	11	23'	6	35'	7	
10'	10	26'	4	40'	7	
14'	9	28'	5	47'	7	(11)
16'	9	30'	8	50'	7	
20'	8	32'	5	60'	7	

c)Sinuosité des déplacements en lumière oblique.

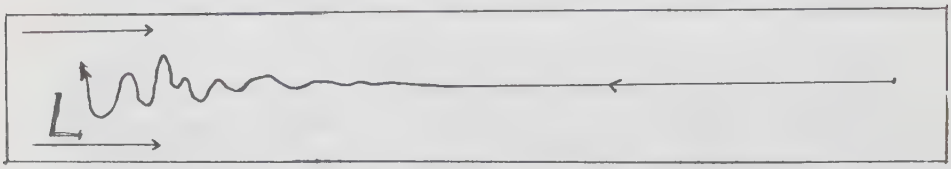
On utilise de préférence, rappelons-le, l'incidence dite "rasante" avec notre cuve parallèlipipédique habituelle et la même boite à lumière légèrement inclinée.

L'observation à l'horizontale d'un individu parti de l'extrémité distale n'est pas très intéressante ; elle permet simplement de constater que l'animal se dirige vers la lumière non pas sur un plan horizontal, mais selon une trajectoire moyenne légèrement ascendante.

Par contre l'observation à la verticale nous a permis de constater que les animaux se déplaçaient selon des trajectoires rectilignes dans la première moitié environ du parcours, et assez sinueuse dans la partie la plus nettement ascendante (seconde moitié du parcours). Ces trajectoires ont été enrégistrées



En abscisses : temps exprimé en minutes
En ordonnées : nombre d'animaux en âge normal



L = Direction du flux lumineux

de la façon indiquée ci-dessus, dans notre schéma : (coupe horizontale de la cuve) Le tracé est intéressant en ce sens qu'il permet d'évaluer, grâce à un curvimètre, l'indice de rectitude de la trajectoire (cette donnée caractéristique a été évaluée plusieurs fois par d'autres auteurs, RICHARD et MEDIONI notamment, qui l'ont définie comme le rapport de la distance en ligne droite du point initial au point final (d) à la longueur de la trajectoire entre ces deux points : $I_r = d/l$).

Il permet aussi d'évaluer l'amplitude minima des variations angulaires du plan sagittal de l'individu examiné, plan dont on sait qu'il est tangent à la trajectoire, et dont la trace sur un plan horizontal est une droite constamment tangente à la projection horizontale de la trajectoire. Cette amplitude de variation angulaire de plan sagittal , de l'ordre de 150 à 180° environ , jointe à l'absence de retroprogression dans le cas considéré met bien en évidence l'absence de réflexe photodorsal . En effet tous les animaux se déplacent en progression normale, et lorsqu'ils ont cessé leur cinèse, stationnent de manière que leur axe longitudinal soit sensiblement dans la direction des rayons lumineux. Lorsqu'on élève la lampe de manière à diminuer l'angle d'incidence, la direction moyenne des rayons réfractés se rapproche de la normale, si bien qu'ils en arrivent à frapper l'animal dans la partie dorsale, en oblique il est vrai. A mesure que l'on diminue la valeur moyenne de l'angle d'incidence , la trajectoire devient plus sinueuse (l'indice de rectitude décroît) et la valeur moyenne des variations angulaires du plan sagittal croît, en même temps d'ailleurs que leur amplitude, c'est-à-dire suffisamment pour qu'on puisse dire que les trajectoires ne sont plus rectilignes mais seulement sinueuses. Le tableau suivant donne les variations de l'indice de rectitude en fonction de l'angle d'incidence de la lumière :

i°	90°	70°	50°	30°	0°	(12)
I_r	0,76	0,65	0,45	0,21	0	

Précisons que ces chiffres de I_r mentionnés dans le tableau représentent une moyenne calculée d'après 10 tracés.

On constate en outre l'absence totale de rétroprogressions, due à la nature même de l'orientation des rayons lumineux par rapport au plan sagittal, ainsi que l'absence de phases, qui est probablement en liaison avec la faible vitesse photocinètique des animaux.

REMARQUE.- Nous avons observé dans notre cuve oblongue de petites Daphnies. Elles ne se déplacent guère qu'en progression normale ou plutôt en nage normale (c'est-à-dire la face ventrale tournée vers le bas) selon des trajectoires assez sinueuses. On avait déjà remarqué qu'elles étaient plus "positives" que les adultes et en général plus vives. Autrement dit, leur vitesse de progression se concilie très bien avec le fait qu'elles sont toujours en nage normale ou en progression normale ; leurs trajectoires sont en général très irrégulières.

5°)Influence de l'intensité lumineuse excitatrice sur la photopositivité apparente en période de stabilisation.

a)Individus adaptés à une lumière du jour normale.

En opérant avec une lampe de 200 watts, sur un intervalle de huit jours consécutifs, comme indiqué plus haut, et en calculant l'indice relatif moyen de photopositivité pour chaque instant considéré et chaque série d'intensités lumineuses, on obtient les résultats suivants :

Les indices relatifs moyens, calculés comme étant, pour chaque intensité lumineuse, la moyenne des résultats obtenus à la 21ème, à la 24ème, à la 27ème et à la 30ème minutes sont :

Filtres utilisés	:	S.F.	N010	N020	N030	N040	N050	N060	N070
Indices corresp.	:	2,76	2,75	2,79	2,76	2,74	2,82	2,8	2,85

(13

Comme on le voit, il y a, en général, progression de l'indice relatif moyen lorsque diminue l'éclairement de la lumière blanche excitatrice. Cette progression, comme on peut le constater, n'est pas absolument monotone ; il y a en effet quelques irrégularités "en dents-de-scie" dans la courbe représentative (en abscisses: éclairements à l'entrée de la cuve ; en ordonnées : I_m, indices relatifs moyens)

Il convient toutefois de tenir compte des faits suivants :

Le nombre d'animaux testés dans une même série d'intensités lumineuses est peu élevé : 120 à 140 ; pour des animaux situés à un niveau assez peu élevés de l'échelle phylogénique (et c'est le cas pour les Daphnies) les seuils photiques relatifs sont naturellement peu élevés (du moins les seuils réactogènes). Or dans le cas qui nous occupe, les intensités lumineuses sont très rapprochées. Lorsqu'on passe d'un filtre donné au suivant, dans l'ordre des absorptions lumineuses croissantes, (du N030 au N040 par exemple) la diminution d'intensité lumineuse n'est que de 20%. Par conséquent, pour obtenir des résultats plus probants, il faudrait opérer avec des intervalles lumineux plus importants, et étalés dans une bande d'intensités plus large.

Considérons le tableau suivant qui nous donne les diverses valeurs de l'indice relatif moyen en fonction de deux variables : le temps et l'éclairement à l'entrée :

Filtres	Eclair. entrée	Instants considérés								
		5'	9'	12'	15'	18'	21'	24'	27'	30'
S.F.	5274 l.	2,84	2,8	2,82	2,76	2,8	2,73	2,75	2,7	2,72
N010	4219	2,74	2,69	2,74	2,74	2,76	2,78	2,76	2,74	2,73
N020	3323	2,84	2,82	2,8	2,77	2,82	2,83	2,79	2,77	2,76
N030	2637	2,92	2,87	2,85	2,83	2,79	2,71	2,79	2,78	2,77
N040	2162	2,8	2,76	2,7	2,7	2,72	2,73	2,77	2,74	2,74
N050	1688	2,84	2,85	2,88	2,88	2,86	2,84	2,82	2,8	2,8
N060	1318	2,82	2,86	2,84	2,81	2,84	2,81	2,78	2,75	2,76
N070	1055	2,91	2,93	2,94	2,91	2,95	2,89	2,84	2,84	2,8

Une nouvelle série d'expériences a été effectuée avec des intervalles plus grands entre les éclairements, selon le protocole suivant :

Sources lumineuses	Filtres	Eclairements correspondants
Lampe de 200 watts	Sans filtres	5274 lux
	N020	3375
	N040	2162
Lampe de 100 watts	Sans filtres	2063 lux
	N020	1320

(15)

On aboutit aux résultats suivants :

Eclairements entrée	I_m
1320 lux	2,99
2063 lux	2,96
2162 lux	2,89
3375 lux	2,87
5274 lux	2,83

(16)

Nous allons maintenant essayer de définir une grandeur aussi représentative que possible de l'activité de la population testée. Considérons le tableau faisant état de la répartition statistique le 30 Janvier à 14h 15 avec une lampe de 200 watts et sans filtre :

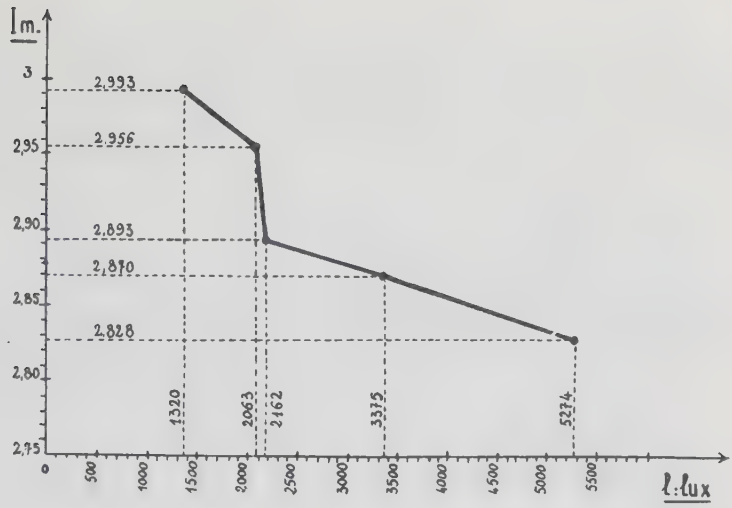
Instants d'observation :		6	9	12	15	18	21	24	27	30
Régions	distale	2	0	0	1	1	0	1	0	0
	moyenne	1	0	1	1	0	2	0	0	1
	proximale	14	17	16	15	16	15	16	17	16

(17)

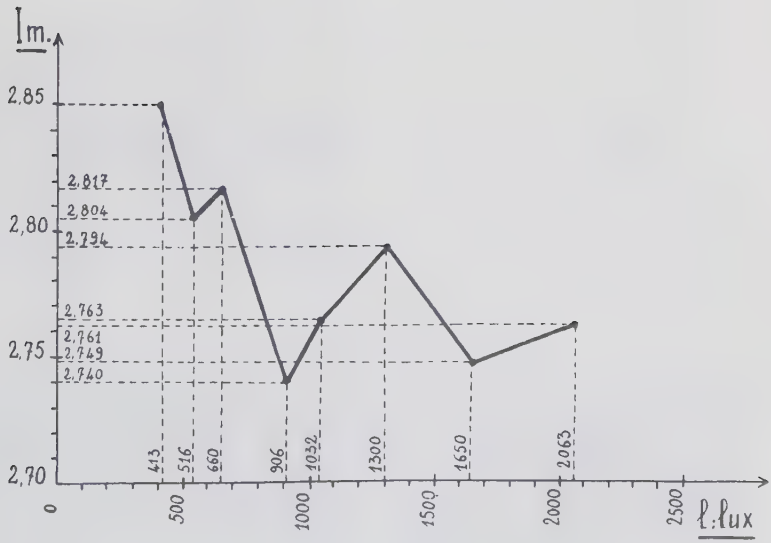
De la 6ème à la 9ème minute, les deux individus de la région distale, se réfugient dans la zone la plus éclairée, en même temps que celui de la région moyenne. L'activité s'exprimera par le nombre : (2x2)+1 = 5.
De la 9ème à la 12ème minute, 1 individu vient de la partie sombre dans la partie moyenne ; son activité s'exprimera par le chiffre 1 ;
De la 12ème à la 15ème minute, cette activité s'exprimera par le nombre 2, etc... Le nombre représentatif de l'activité de la population au cours de cette expérience s'exprimera par l'addition suivante :

$$5+1+2+1+2+2+2+1 = 16$$

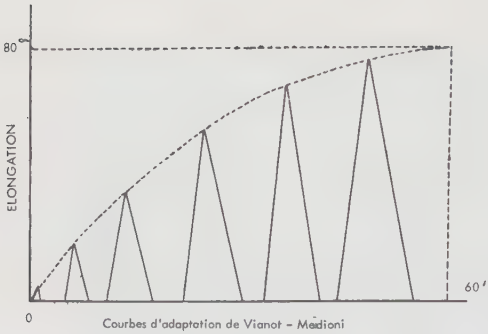
FIGURES



Im : indice relatif moyen de photopositivité.
l : éclairement à l'entrée de la cuve.

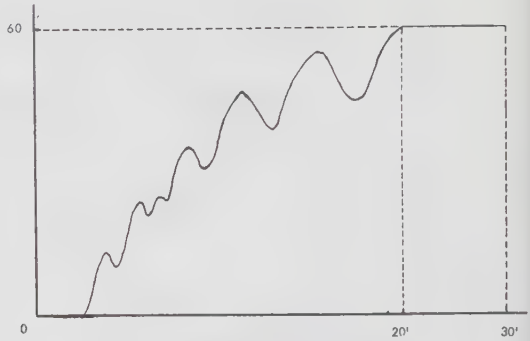


Im : indice relatif moyen de photopositivité.
l : éclairement à l'entrée de la cuve.



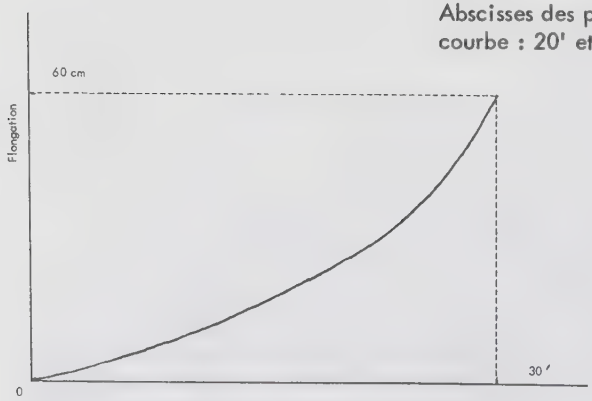
Courbes d'adaptation de Vianot - Médioni

Courbes d'adaptation de
Viaud - Médioni
En abscisses : temps en minutes
En ordonnées : Elongation en centimètres
Coordonnées du point final : 60' - 80 cms.



Notre courbe d'adaptation dans le cas le plus fréquent.

Notre courbe d'adaptation dans le cas le plus fréque
Abscisses des points extrêmes du palier maximum de
courbe : 20' et 30'. Elongation maxima : 60 cms.



Courbe d'adaptation dans le cas d'animaux de faible réactivité (type très rare)

Notre courbe d'adaptation dans le cas d'animaux de faible réactivité (type très rare). Coordonnées du point final : 30' - 60 cms.

Nous avons procédé à plusieurs expériences de cette sorte. Si donc nous additionnons les nombres représentatifs de toutes les expériences appartenant à une même série, nous obtenons le nombre représentatif de la série considérée, ou, si l'on veut, de l'éclairement considéré. Une série d'expériences faite en Janvier nous a donné les résultats suivants :

A (100w-N020) = 10	A (200w-N020) = 34	(18)
A (100w-S.F.) = 19	A (200w-S.F.) = 57	

De la même manière nous avons pu définir l'activité relative correspondant à une série d'expériences données, comme le quotient de l'activité absolue par le nombre d'animaux de la série. Une autre série d'expériences effectuée vers la fin Janvier et le début de Février nous a donné les résultats suivants :

	Lampe de 200 W.		Lampe de 100 W.		
	S.F.	N020	S.F.	N020	
Eclairements :	5274 l.	3375	2063	1320	(19)
Moyennes d'act. par expérience :	9,5	5,50	4,75	2,5	

Il serait intéressant maintenant de noter le nombre des inversions. Si nous reprenons le tableau donnant les répartitions statistiques des animaux aux différents stades de la série d'expériences réalisée vers le début Février, nous obtenons les chiffres suivants qui n'ont pas plus de signification intrinséque que les précédents, mais situent simplement un ordre de grandeur du nombre des inversions en fonction des éclairements :

	Lampe de 200 W.		Lampe de 100 W.		
	S.F.	N020	S.F.	N020	
Nombre moyen d'invers. par expérience :	5,875	4,75	3,5	1,75	(20)
Ampleur moyenne de phase par expérience :	6,5	4,33	4	2,36	

REMARQUE. - Les chiffres du tableau (18) représentent les activités absolues globales pour les quatre expériences de chaque série, activités évaluées entre la 6ème et la 30ème minute. Ces chiffres ne sont significatifs que dans la mesure où l'on a expérimenté avec le même nombre d'animaux pour chaque série. Nous avons expérimenté avec le même nombre d'animaux pour chaque série. Nous avons expérimenté avec 80 individus pour chaque série, ce qui représente une moyenne de 20 animaux par test. Le tableau (19) donne des moyennes d'activité absolues par expérience ; étant donné que chaque série comprend quatre tests., il est facile de voir que les activités absolues pour les quatre séries sont respectivement 38 (pour 5274 lux), 22 (pour 3375 lux), 19 (pour 2063 lux) et 10 (pour 1320 lux).

Le tableau (20), ci-dessus, nous donne le, chiffres représentant l'ampleur moyenne de chaque phase par expérience, c'est-à-dire l'activité relative moyenne par phase. Cette activité relative est facile à calculer ; il suffit de calculer les différences d'indices relatifs. Pour obtenir des résultats plus nets, nous avons procédé à huit tests (au lieu de quatre) par série, dans notre expérimentation du début Février.

b)Cas d'individus préalablement désadaptés à toute lumière par obscuration prolongée.

Une série globale d'expériences effectuée à peu près à la même époque, c'est-à dire courant Février nous a donné les résultats suivants :

Lampe de 200 watts - 100 animaux

	6'	9'	12'	15'	18'	21'	24'	27'	3
S.F.	2,35	2,81	2,89	2,95	2,97	2,99	2,99	2,96	2
N020	2,49	2,84	2,87	2,89	2,97	2,98	2,95	2,97	2
N040	2,52	2,77	2,88	2,89	2,91	2,89	2,89	2,91	2
N060	2,58	2,85	2,84	2,93	2,92	2,88	2,89	2,93	2
M	2,49	2,82	2,87	2,91	2,94	2,94	2,93	2,93	2
E_M	0,066	0,03	0,02	0,02	0,03	0,05	0,03	0,02	0

Si nous cherchons, en nous basant sur les résultats globaux, à mesurer le nombre de phases et leurs amplitudes respectives, correspondant à chaque valeur d'éclairement, nous constatons que le polyphasisme est d'autant plus marqué que l'éclairement à l'entrée de la cuve est plus faible. C'est le contraire que nous avons constaté chez des animaux adaptés à la lumière du jour. Dans le cas présent, nous constatons en effet que nous obtenons des résultats inverses des précédents, en ce sens que les photocinèses les moins nettement polyphasiques (correspondant comme dans le cas précédent au minimum d'activité) sont provoqués par les éclairements les plus forts, tandis qu'au contraire les photocinèses les plus actives, les plus nettement polyphasiques, sont déclenchées par les éclairements les plus faibles, ainsi qu'en témoignent les résultats obtenus dans une expérimentation ayant mis en œuvre une lampe de 200 watts et quatre valeurs d'éclairement différentes, réalisées avec les trois filtres neutres : N020, N040 et N060.

Les résultats obtenus à la suite de cette nouvelle expérimentation sont les suivants :

	Amplitude moyenne des phases		Nombre total de phases		Activité
	Positives	Négatives	Positives	Négatives	
S.F.	1,405	0,08	7	4	10,16
N020	1,35	0,05	8	6	11,1
N040	1,28	0,05	9	8	11,89
N060	1,15	0,04	11	9	12,93

(22)

Comme on le voit, à la croissance des éclairements d'excitation, correspond la croissance de l'amplitude moyenne des phases (positives ou négatives), et la décroissance monotone de l'activité relative de la population, laquelle activité relative est évaluée comme précédemment, en faisant la somme des indices moyens de photopositivité ; pour l'ensemble des quatre tests correspondant à un palier d'intensité donné.

7°)Modalites comportementales à l'échelle individuelle dans un champ lumineux à gradient nul.

a) Dans un tube de Viaud modifié.

Il s'agit de maintenir un individu en face d'un trait de repère en établissant dans un tube de Viaud, à l'aide d'une pompe réversible, un courant d'eau. Nous avons obtenu au cours de la première opération, des résultats satisfaisants et qui concordent assez bien avec ceux obtenus par VIAUD. Dans la plupart des cas, pour des animaux désadaptés à toute lumière, les durées des phases positives étaient bien souvent intermédiaires entre 1 mn 20s et 1mn 40s. Les phases négatives, par contre, étaient voisines de 2mn. Cependant il faut tenir compte, dans l'expérience de VIAUD, des durées de stationnement de l'animal à chacune des deux extrémités. Ces durées étaient en général comprises entre 1mn 30 et 3mn. Si l'on répartit finalement ces "temps morts" entre les phasès positives et les phases négatives, respectivement contingentes à chacun d'eux, on obtient des résultats assez voisins de ceux auxquels nous avons abouti dans la présente expérience. Soulignons en passant que VIAUD, qui a expérimenté avec un tube de 1 mètre de long, n'a constaté que des durées de contact avec le disque assez restreintes.

D'après une cinquantaine d'expériences réalisées, nous pouvons dire que les individus adaptés à la lumière du jour manifestent tout d'abord une photocinèse positive très vive et parviennent rapidement dans le voisinage du trait de repère, en face duquel on les "immobilise". Ils continuent à manifester une photocinèse positive, qui, au bout d'un temps relativement long, est entrecoupée de périodes de repos ou d'activité, dues probablement à la fatigue ; ces périodes de repos deviennent de plus en plus longues et fréquentes ; cependant à aucun moment, nous n'observons d'inversion et nous arrêtons l'expérience au bout d'un temps minimum de une heure, sans observer de changement de signe de la photocinèse Nous l'avons toujours arrêtée sur une phase positive. Chaque fois tout s'est donc passé comme si l'animal s'était déplacé dans un tube de Viaud d'une longueur illimitée, soumis à un champ lumineux sans gradient d'intensité. Pour des individus désadaptés à la lumière, la complexité des phénomènes réapparait : dans la plupart des cas, après une période polyphasique pouvant durer 20 à 30 minutes, voire davantage, nous avons presque toujours constaté un passage définitif à la cinèse positive. Chaque fois, nous nous sommes efforcé de prolonger l'expérience de manière à constater une durée minima de une heure pour la phase positive ultime. Voici, entre autres, quelques exemples particulièrement significatifs :

Une Daphnie adulte, incomplètement adaptée à la lumière d'expérience, est amenée brusquement en face du trait de repère, en phase négative. On observe alors les inversions successives aux minutes 3, 6, 9, 12 (égalité de durés des phases : 3 minutes). Enfin, après une phase négative de 2 minutes apparait une phase positive de 8 minutes qui dure jusqu'à la 24ème minute, puis on note les inversions successives aux minutes 24, 28, 36 et 39. L'animal demeure positif pendant plus d'une heure, après quoi nous arrêtons la pompe à la 99ème minute. Ainsi libéré, l'animal progresse vers le disque (c'est-à-dire vers la lumière), dans le voisinage duquel il semble se stabiliser. Ce n'est que dans des cas très rares que nous n'avons pu obtenir, en dépit de la prolongation de l'expérience, le passage "dé-

finitif" au "tropisme" positif. Dans chacun des cas nous avons remarqué, après avoir arrêté le courant d'eau, au bout de 45 minutes en moyenne, que l'animal allait se réfugier, selon une phase négative très nette, dans la partie coudée, qui est la moins éclairée.

Précisons que ces cas très rares ont été constatés sur des individus préalablement désadaptés à la lumière par une longue obscuration.

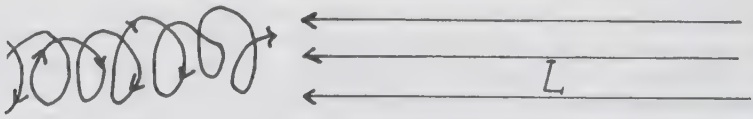
Citons un dernier exemple intéressant :

Un individu adulte, désadapté à la lumière, a été amené, dès le début de l'expérience, par un courant d'eau approprié, dans le milieu du tube et "immobilisé" en face du trait de repère. Après une phase négative de 4 minutes, il a inversé sa cinèse, et nous avons arrêté l'expérience après 35 minutes de phase positive. Nous avons observé l'animal après l'arrêt de la pompe, et nous avons constaté qu'après une phase positive de 4 minutes, il a manifesté dans le voisinage immédiat du disque, pendant 11 minutes, une agitation désordonnée, pour aller ensuite se fixer, après une phase négative de 3 minutes, à 10cm de celui-ci.

Dans la période d'adaptation progressive, les phénomènes présentent une allure similaires à celle des phénomènes observés par VIAUD ; ils en diffèrent surtout quantitativement par l'allongement des phases (en durée et sans doute aussi en amplitude.) Pour des individus préalablement adaptés à une lumière plus intense, il y a phototaxie monotone, mais en pareil cas l'absence de polyphasisme peut se justifier par l'absence de paroi proximale.

REMARQUE.- Nous avons pensé tourner en partie la difficulté en choisissant comme matériel vivant de jeunes individus, c'est-à-dire des individus de petites tailles, bien qu'ils soient différents du point de vue du métabolisme et de la physiologie sensorielle. Certes les adultes ont des tracés quasi-rectilignes et les parois d'un tube de Viaud ne doivent perturber leur comportement qu'assez peu, aussi longtemps du moins qu'on opère avec des individus isolés ; c'est afin de réduire cette perturbation, que nous avons étudié le comportement des jeunes individus.

Dans le cas d'individus adaptés, apparait une phase unique constamment positive, avec une trajectoire constituée par une série de boucles juxtaposées, analogues à celles des Convoluta décrite par BOHN (1940). Au cours de ces mouvement en boucles, les individus présentent à la lumière leurs organes photorécepteurs dans toutes les directions possibles. Etant donné que les mouvements sont très rapides, nous n'avons pu enrégistrer leurs trajectoires ; neanmoins, nous pouvons dire que leurs indices de rectitude sont assez voisins de 0.



L = Flux lumineux parallèle

Etude du comportement d'individus de petite taille.-

Dans le cas d'individus de petite taille, c'est-à-dire assez jeunes et longuement obscurés, les trajectoires sont aussi constituées par des boucles circulaires de faible diamètre (2cms au maximum) ; chacune de ces boucles est constituée par

l'alternance d'une phase positive et d'une phase négative, toutes deux de faible amplitude, que nous nommerons microphases. Cependant le déplacement d'ensemble peut être, comme dans le cas des adultes, tantôt positif, tantôt négatif. Lorsque se manifeste une phase principale positive, il y a prédominance en durée et en amplitude des microphases positives par rapport aux microphases négatives. C'est évidemment l'inverse qui a lieu dans le cas d'une phase principale négative. De toute manière, dans un cas comme dans l'autre, nous n'avons pu constater de phototaxie chez les animaux jeunes et de petite taille. Sur ce point, nos observations rejoignent celles que nous avons faites sur de tels individus dans notre cuve oblongue, avec cette différence dependant que dans une cuve parallèlipipédique, les jeunes individus semblent manifester des trajectoires un peu plus désordonnées.

b)Dans une cuve-canal circulaire à fond plat.

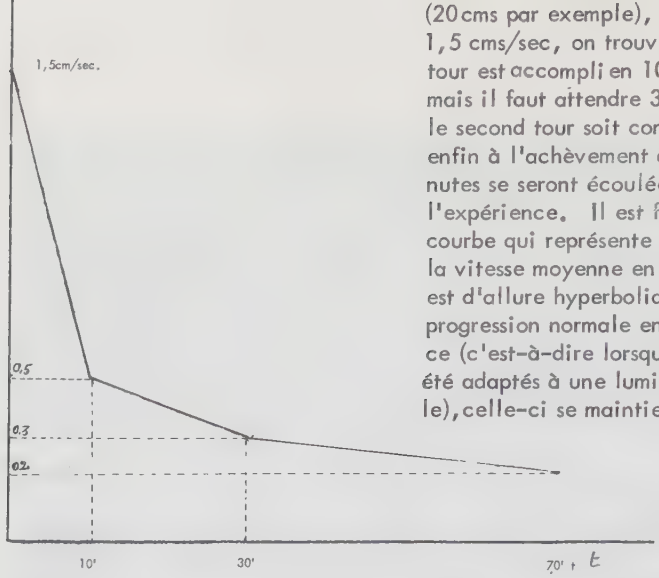
Nous avons opéré successivement sur une cinquantaine d'animaux dans chacun des cas suivants : 1°)Les animaux ont été adaptés à la lumière du jour.- 2°)Les animaux ont été désadaptés après une obscuration prolongée. L'éclairement maximum au niveau de l'animal, lorsqu'il se trouve à une distance de 30cms de la lampe est de 1500 lux.

Dans le premier cas, nous constatons que l'animal testé, repéré à travers l'œilleton, dès son introduction dans la cuve, se dirige vers la lumière émise par la source. Nous constatons que la photocinèse positive est monotone et se prolonge plus d'une heure, avec quelques rares périodes d'interruption, probablement dues à la fatigue, d'une durée d'une minute environ,(en début d'expérience) qui se répètent ensuite tous les quarts d'heure. Nous constatons que la vitesse photocinètique se ralentit à mesure qu'on prolonge l'expérience, et que les périodes d'arrêt ou de repos apparent sont de plus en plus fréquentes et prolongées. On peut dire qu'au bout d'un laps de temps compris entre 1 h 15 et 1 h 30, l'animal cesse sa progression.

Si maintenant nous observons l'animal à l'horizontale, afin de vérifier son orientation axiale, nous constatons qu'il fait toujours face à la lumière jusqu'à l'arrêt de la cinèse, et cela sauf au cours des périodes de repos.

Si nous excitons l'animal avec une lumière plus faible, en interposant sur le trajet des rayons lumineux un écran neutre (par exemple une plaque photographique voilée), nous constatons que l'animal, parvenu antérieurement au repos, se remet en route,à vitesse réduite,en direction de la source lumineuse. Cette nouvelle photocinèse peut encore durer plusieurs minutes (un quart d'heure pour un filtre absorbant 75% du flux lumineux). Si au contraire, on immerge, à la place de la lampe utilisée, une lampe de 200 watts, c'est-à-dire nettement plus puissante que la précédente, l'animal antérieurement parvenu à une position stationnaire amorce une phase négative d'une certaine ampleur, pendant quelques minutes, après quoi nous arrêtons l'expérience.

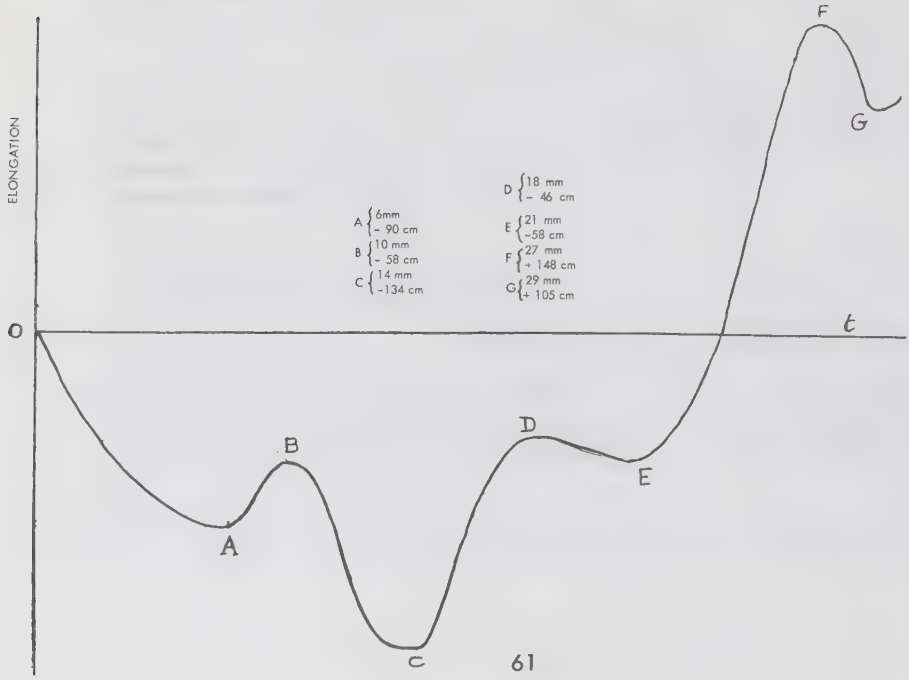
Il est relativement facile d'évaluer la vitesse moyenne d'un individu, lorsque l'expérience a une durée assez longue, en comptant le nombre de tours effectués entre le début et la fin de l'expérience et en chronomètrant le temps correspondant. Si la vitesse, au début de l'expérience, évaluée sur une courte distance



(20 cms par exemple), est de l'ordre de 1,5 cms/sec, on trouve que le premier tour est accompli en 10 minutes environ, mais il faut attendre 30 minutes pour que le second tour soit complètement effectué; enfin à l'achèvement du 3ème tour, 70 minutes se seront écoulées depuis le début de l'expérience. Il est facile de voir que la courbe qui représente la décroissance de la vitesse moyenne en fonction du temps est d'allure hyperbolique. Lorsqu'il y a progression normale en début d'expérience (c'est-à-dire lorsque les animaux ont été adaptés à une lumière du jour normale), celle-ci se maintient jusqu'au bout.

La vitesse instantanée par contre, partant de la même valeur que la vitesse moyenne, décroit bien plus vite que celle-ci et tend vers 0 au bout d'une heure et demie au maximum, ce qui n'est pas le cas pour la moyenne, de telle sorte que la courbe qui représenterait la vitesse instantanée en fonction du temps se situerait toute entière au-dessous de la précédente, si on la rapportait aux mêmes axes de coordonnées.

Avec des animaux totalement désadaptés à la lumière après obscuration prolongée, on observe, tout comme dans le cas d'animaux adaptés, une certaine similitude qualitative du comportement individuel dans les deux cas expérimentaux. Après une phase négative qui peut durer plusieurs minutes, il y a inversion de la cinèse et le polyphasisme peut durer un certain temps pour faire place à une photocinèse positive monotone.



Il peut se faire dans certains cas, que celle-ci se déclenche après la 1ère phase négative. Dans la plupart des cas, avec un polyphasisme nettement marqué, on peut dire qu'au début il y a une légère prédominance en durée des phases négatives par rapport aux positives, mais très vite l'égalité des phases se manifeste (quelquefois dès le début de l'expérience) et au bout de 10 à 15 minutes, la durée des phases positives l'emporte sur celle des négatives, jusqu'a ce que celles-ci disparaissent définitivement, faisant place à un comportement photopositif monotone.

La vitesse photocinètique est alors de l'ordre de celle qu'on observe chez les individus préalablement adaptés à la lumière du jour. Cette vitesse décroît ensuite constamment pour tendre vers 0 au bout d'une heure et demie d'expérimentation environ.

Bien que nous ayons procédé à de nombreux tests (une cinquantaine environ comme dans le cas précédent) nous n'avons pas cherché à évaluer la moyenne arithmétique des diverses phases, pas plus que celle des amplitudes moyennes. Nous pensons en effet qu'en l'occurence l'évaluation d'une moyenne arithmétique de différents résultats numériques de même espèce, n'a de sens que si les données à partir desquelles les moyennes sont effectuées ne sont pas trop différentes les unes des autres, autrement dit si leur écart médian ou moyen n'est pas trop grand, ce qui est loin d'être le cas. En outre, le nombre de phases peut varier considérablement d'un individu à l'autre : certaines Daphnies peuvent manifester une seule phase négative, d'autres une dizaine, etc... Dans de telles conditions la notion de moyenne arithmétique de l'amplitude des phases perd son sens. Bornons-nous à citer un cas qui reflète assez bien l'allure générale des phénomènes :

Une Daphnie, préalablement obscurée, a commencé à manifester, dès son immersion dans la cuve-canal, quelques mouvements vifs en forme de "loopings", puis une phase négative d'une durée de 6 minutes et d'une amplitude de 90 cms environ. Ensuite elle a amorcé une phase positive de 4 minutes, suivie d'une phase négative de 4 minutes. L'égalité des phases étant atteinte, on observera ensuite un allongement en durée des phases positives au détriment des négatives. En effet, après une phase négative de 3 minutes on observera une phase positive de 6 minutes puis une phase négative de 2 minutes et enfin une phototaxie monotone positive, ce qui est le cas le plus fréquent. Cependant il est possible de citer un cas également assez fréquent et qui se caractérise par la suppression totale des phases : un individu désadapté à la lumière est amené brusquement dans la cuve ; il manifeste alors une phase négative de 9 minutes (120 cms d'amplitude) puis inverse sa cinèse et manifeste ensuite une phototaxie positive monotone. On comprend qu'il soit difficile dans de telles conditions d'établir une moyenne arithmétique.

8°) Influence du gradient d'intensité lumineuse sur les modalités de déplacement.

a) Dans un champ lumineux à flux convergent et divergent.

Nous avons effectué l'expérience de SPOONER qui nous a permis d'aboutir aux résultats suivants :

Si nous introduisons dans la région distale de la cuve, des animaux adaptés à la lumière du jour, ils manifestent tous une phototaxie positive ; un grand nombre d'entre eux (selon une proportion de 30 à 50%) se dirigent à l'intérieur même du cône lumineux divergent vers la zone d'étranglement, d'abord à une vitesse voisine de 1,5 cms/sec. puis en réduisant progressivement et d'une manière très sensible, leur vitesse de locomotion, ce qui met en évidence le rôle de l'inhibition dû à la grande valeur de l'intensité de l'éclairement au niveau du plan focal.

Tous les animaux sont d'ailleurs en rétroprogression ; un petit nombre d'entre eux même cessent leur progression en direction de la zone focale à l'intérieur du faisceau et retombent dans la zone d'ombre (ou plutôt de pénombre, en raison de la présence de la lumière diffuse). Cette lumière diffuse les sollicite à nouveau en direction de la source lumineuse ; ils entrent ensuite dans la cône lumineux convergent au voisinage de la paroi proximale de la cuve, où ils stationnent ensuite, souvent en contact avec cette paroi.

Quant aux animaux demeurés à l'intérieur du faisceau, après avoir ralenti leur vitesse de déplacement jusqu'au niveau du plan focal, ils s'engagent dans la zone d'étranglement délimitée par les "focales de Sturm" et arrivent dans la zone convergente du faisceau (leur vitesse est alors très réduite : de l'ordre de 0,5 cms/sec. pour fixer les idées) ; ils accélèrent ensuite considérablement leur progression jusqu'à la paroi proximale.

Cependant un grand nombre d'animaux (50% au minimum) ne pénètrent pas à l'intérieur même du faisceau, mais se contentent de progresser à la limite inférieure de ce faisceau, jusqu'à ce que, après avoir dépassé de quelques centimètres le plan focal, ils pénètrent à l'intérieur même du faisceau convergent, se comportant finalement comme les autres individus testés.

Après une première phase positive, tous les animaux se retrouvent au voisinage de la paroi proximale où ils demeurent plusieurs minutes. Au bout d'un certain laps de temps, quelques uns amorcent une phase négative et peuvent sortir du cône après un parcours plus ou moins long. On constate que, dans la mesure où ils demeurent dans la partie convergente du flux lumineux, leur vitesse de déplacement s'accélère à mesure qu'ils s'éloignent de la lumière, aussi longtemps qu'ils demeurent dans le cône lumineux convergent. Ceux qui demeurent dans la zone la plus claire accélèrent leur mouvement de fuite jusqu'au niveau du foyer ; ensuite ils passent la zone d'étranglement et ralentissent leur cinèse.

Cette expérience peut se répéter aisément si on dispose d'un entonnoir de verre à l'intérieur de la cuve de manière à ce qu'il épouse la surface externe du faisceau lumineux convergent, en introduisant les animaux à l'intérieur de ce faisceau. Nous remarquons alors que les animaux réitèrent leur comportement un grand nombre de fois. Cependant il arrive un moment où une faible proportion d'entre eux se détachent de la paroi proximale et se dirigent vers la région focale en ralentissant leur cinèse, cette fois-ci, et non plus en l'accélèrant.

Finalement ils se stabilisent à quelques centimètres de cette paroi (de 3 à 5 cms pour la plupart.) Les animaux sont alors dans des positions où l'éclairement stimulant est sensiblement supérieur à celui reçu au niveau de la paroi proximale. Une expérience très simple nous permettra de vérifier que l'inversion du stimulus -signe a bien eu lieu : il suffira d'ôter brusquement la lentille convergente, ce qui créera un rapide abaissement d'éclairement au niveau des animaux en équilibre photocinètique ; ceux-ci manifestent alors des phénomènes de sensibilité différentielle non plus en se rapprochant de la source mais en s'en éloignant.

Disons toutefois que ce résultat est difficile à obtenir et qu'au cours des expériences ci-dessus décrites, nous avons remarqué tout au plus 3 ou 4 individus sur 10 manifestant le comportement inverse, après une heure d'expérimentation au minimum. Nous avons noté qu'on obtient des résultats plus nets avec des ani-

maux plus jeunes, donc de petite taille.

b)Dans un flux parallèle (variation de la densité optique du milieu.

1°) Action de la densité optique sur la photopositivité et l'amplitude des phases.

Reprenons notre appareillage classique, en incorporant dans notre milieu aquatique une quantité variable d'encre de Chine.

En admettant que la stabilisation statistique soit atteinte au bout de trente minutes, ce qui n'est vrai qu'approximativement, nous obtenons les résultats suivants :

	Milieu pur	1 goutte	2 gouttes	3 gouttes	
I	2,63	2,66	2,84	2,9	(23)
E_M	5%	6%	8,5%	4%	

I représente la valeur moyenne des indices de photopositivité en fin d'expérience, c'est-à-dire au voisinage de la stabilisation, correspondant à chaque valeur de densité optique. E_M représente l'écart médian, pour les différents I correspondant à chaque densité optique.

Considérons maintenant les résultats obtenus en milieu aquatique pur, lors d'une expérience réalisée un 26 Avril à 10h du matin, et les 3 journées suivantes ; ces résultats peuvent se résumer dans le tableau suivant :

	Phases positives		Phases négatives		Act. Relat.	Durées		
	Nombre	Amplitude	Nombre	Amplitude	globale.	p.	n.	
1er jour	2	2	2	0,26	2,26	21'	9'	
2nd jour	2	2,04	1	0,33	2,37	9'	21'	(24)
3ème jour	3	2,05	2	0,11	2,16	24'	6'	
4ème jour	2	2,05	2	0,22	2,29	18'	11'	

Ecart médian d'activité relative : 6,5%

Moyenne d'activité pour les quatre journées : 2,28

De la même manière, il serait possible d'évaluer les mêmes données caractéristiques du comportement pour les autres séries d'expériences, d'abord avec 1 goutte d'encre de Chine en dilution, puis avec 2 gouttes et enfin avec 3 gouttes.

Nous obtenons ainsi le tableau (25) :

	Activités relatives	Ecarts médians
Milieu pur	2,28	6,5%
1 goutte	2,21	4,2%
2 gouttes	2,16	4%
3 gouttes	2,05	6%

Nous constatons donc que l'activité moyenne semble décroître en même temps que croît la densité optique, à en juger par notre petit tableau dont les chiffres sont valables du fait que les écarts médians correspondant à chacun sont inférieurs aux différences entre deux chiffres consécutifs.

Cependant la première phase positive ayant manifestement un caractère privilégié en raison de son ampleur exceptionnelle et aussi en raison de sa nature foncièrement différente des autres phases positives, comme nous l'avons vu par ail-

leurs, ils serait intéressant de déterminer les répartitions statistiques dans chaque cas considéré à la fin de la 1ère phase, et notamment l'indice relatif moyen ; ce dernier peut être exprimé par les chiffres suivants :

Après la première phase	en milieu pur	: 2,94	
-"-	avec 1 goutte	: 2,77	
-"-	avec 2 gouttes	: 2,92	(26)
-"-	avec 3 gouttes	: 2,96	

Si maintenant on se reporte aux chiffres donnant les indices de photopositivité après stabilisation (c'est-à-dire en fin d'expérience) et si nous faisons les différences des chiffres chacun à chacun entre le tableau (23) et le tableau (26), nous obtenons les résultats suivants :

En milieu pur	: 2,94 - 2,63 = 0,31	
Avec 1 goutte	: 2,77 - 2,66 = 0,11	(27)
Avec 2 gouttes	: 2,92 - 2,84 = 0,08	
Avec 3 gouttes	: 2,96 - 2,9 = 0,06	

Comme on le voit, après une première phase, une population de Daphnies est d'autant plus proche de la position de stabilisation que la densité optique du milieu aquatique est plus élevée.

Reprenons les chiffres obtenus comme indices relatifs à la fin de la Première phase (tableau 26) ; chacun doit être diminué de une unité si l'on désire évaluer l'activité relative moyenne des différentes populations à la fin de la première phase, de telle sorte que les chiffres qui représentent une telle activité sont respectivement :

1,94 , 1,77 , 1,92 , et 1,96

Comme il a été dit que la première phase joue un rôle privilégié, il conviendrait de retrancher ces chiffres chacun à chacun de ceux qui représentent l'activité relative globale de telle sorte que l'on obtient pour l'activité relative des différentes populations entre les fins des premières phases et les instants où les populations atteignent leur position de stabilisation, les chiffres suivants :

En milieu pur	: 2,46 - 1,94 = 0,52	Avec 2 gouttes	: 2,17 - 1,92 = 0,25
Avec 1 goutte	: 2,21 - 1,77 = 0,44	Avec 3 gouttes	: 2,05 - 1,96 = 0,09

(28)

La signification de tels résultats est la suivante :

Une population manifeste une activité polyphasique d'autant plus réduite que la densité optique du milieu aquatique est plus élevée.

2°)Action de la densité optique sur l'indice de dispersion.

Nous avons défini précédemment l'indice de dispersion ; en nous basant sur la première définition de cet indice, nous avons, à la suite d'une série d'expériences, trouvé les valeurs suivantes pour l'indice de dispersion des populations testées, à la trentième minute :

En milieu pur : 0,81 - Avec 1 goutte : 0,79 - Avec 2 gouttes : 0,53 - Avec 3 gouttes : 0,22 (29)

Comme on le voit, l'indice de dispersion d'une population est en raison inverse de la densité optique du milieu aquatique.

3°)Comportement d'animaux désadaptés à la lumière.

Opérons maintenant avec des animaux obscurés pendant plusieurs jours en utilisant les mêmes densités optiques que précédemment. Disons tout d'abord que nous avons observé l'allure générale des phénomènes en fort gradient, c'est-à-dire avec trois gouttes d'encre de Chine, et que nous les avons comparés à ceux observés dans les mêmes conditions en milieu aquatique pur. Avec une lampe de 100 watts et trois gouttes d'encre de Chine diluée dans l'eau de la cuve, on constate que la période d'attente des individus à l'extrémité distale de la cuve-période qui s'accompagne généralement de réactions "algiques" en forme de "boucles" est nettement plus courte qu'en milieu pur, mutatis mutandis. Le départ des individus en direction de la lumière est presqu'immédiat, mais la progression est bien plus lente en fort gradient. Ces phénomènes sont quelque peu comparables à ceux que l'on observe avec des écrans neutres suffisamment absorbants, mais en diffèrent par une progression encore plus lente.

Etudions maintenant la répartition statistique d'animaux désadaptés après quatre journées d'expérimentation, le nombre d'animaux par série correspondant à une densité optique donnée étant de 80.

Les résultats peuvent être consignés dans le tableau suivant :

	6'	9'	12'	15'	18'	21'	24'	27'	30'	33'	36'	
Milieu pur :	2,34	2,42	2,64	2,69	2,79	2,78	2,77	2,78	2,78	2,79	2,76	
1 goutte :	2,37	2,40	2,57	2,56	2,56	2,49	2,53	2,49	2,55	2,50	2,42	(3
2 gouttes :	2,42	2,61	2,53	2,58	2,64	2,58	2,61	2,55	2,59	2,6	2,57	
3 gouttes :	2,52	2,57	2,53	2,58	2,58	2,61	2,63	2,73	2,71	2,65	2,64	

Nous avons poussé chaque expérience jusqu'à la 36ème minute seulement. En fait, en période d'adaptation, l'équilibre statistique n'est atteint que vers la 45ème minute, dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placés. Pourtant au bout de 36 minutes on obtient déjà des chiffres significatifs.

L'examen du tableau (30) permet les commentaires suivants :

1°- A la 6ème minute, l'indice relatif de photopositivité est d'autant plus élevé que le gradient est plus considérable, autrement dit que la densité optique est plus élevée. Ce résultat est d'ailleurs à rapprocher de celui qu'on a obtenu avec des filtres.

2°- L'amplitude de la première phase est d'autant plus importante que le gradient est plus faible, comme cela sera confirmé par la suite (Tab. 37).

Enfin, si nous calculons les amplitudes moyennes (positives et négatives) on obtient les résultats suivants :

	M_n	M_p	m	
Milieu pur :	0,023	0,22	0,13	
1 goutte :	0,066	0,096	0,08	(31)
2 gouttes :	0,056	0,094	0,07	
3 gouttes :	0,049	0,005	0,06	

Dans ce tableau M_n désigne la moyenne d'amplitude des phases négatives, M_p celle des phases positives et m la moyenne de toutes les phases.

Calculons maintenant, grâce aux chiffres obtenus en détail, au cours de nos expériences, l'indice de dispersion ; les valeurs de cet indice en fin d'expérience sont les suivantes :

	Milieu pur	1 goutte	2 gouttes	3 gouttes
33'	0,6	0,54	0,46	0,35
36'	0,63	0,57	0,44	0,26

(32)

Utilisant maintenant un protocole expérimental quelque peu différent, nous allons faire varier la densité optique de manière que les éclairements au milieu de la cuve soient constants grâce à une combinaison de filtres neutres compensateurs. Expérimentant entre le 25 et le 28 Février, nous avons opéré chaque jour entre 14h et 16h, en utilisant des animaux adaptés à la lumière du jour (une vingtaine à chaque test). En admettant que l'équilibre statistique soit réalisé à la 30ème minute, on obtient respectivement comme indices en fin d'expérience :

En milieu pur : $\begin{cases} I_{30} = 2,77 \\ E_M = 4,5\% \end{cases}$ Avec 1 goutte : $\begin{cases} I_{30} = 2,85 \\ E_M = 6,5\% \end{cases}$

Avec 2 gouttes: $\begin{cases} I_{30} = 2,89 \\ E_M = 7\% \end{cases}$ Avec 3 gouttes : $\begin{cases} I_{30} = 2,94 \\ E_M = 4\% \end{cases}$ (33)

Si on considère les indices moyens en fin de première phase, pour chaque densité optique, et si nous les retranchons des indices correspondants en période de stabilisation, nous obtenons les résultats suivants :

Avec 3 gouttes : 2,97 - 2,94 = 0,03 Avec 2 gouttes : 2,93 - 2,89 = 0,04
Avec 1 goutte : 2,9 - 2,85 = 0,05 En milieu pur : 2,86 - 2,77 = 0,09 (34)

Comme on le voit, on aboutit qualitativement aux mêmes résultats que dans l'étude du gradient sans l'adjonction d'aucun filtre. Si maintenant on évalue l'activité relative, pour chacun des cas considérés, en retranchant des chiffres représentatifs de cette activité les chiffres correspondants représentant les premières phases, on obtient :

$$a_{pur} = 0,19 - a_{1g} = 0,16 - a_{2g} = 0,13 - a_{3g} = 0,09 \qquad (35)$$

De même si nous évaluons l'indice de dispersion selon la première définition que nous avons donnée, on obtient les résultats suivants :

$$I_{D(pur)} = 0,37 - I_{D(1\ goutte)} = 0,31 - I_{D(2\ gouttes)} = 0,29 - I_{D(3\ gout.)} = 0,25 \qquad (36)$$

Nous opérons maintenant selon le même protocole expérimental avec des animaux obscurés depuis plus de trois jours, et avec une lampe de 100 watts seulement. Les résultats sont les suivants :

Nous remarquons comme précédemment, que la période d'attente dans la région distale, des individus testés, est d'autant plus longue que la densité est plus faible.

Il est vrai que des gradients croissants sont associés, dans le cas présent, a des éclairements distaux décroissants. Ces considérations nous amènent donc à étudier la durée de stationnement à l'extrémité distale en fonction de la densité optique du milieu, à condition qu'à cette extrémité l'éclairement soit constant. (Ces conditions sont réalisées avec un jeu de filtres compensateurs.)

Avec un éclairement aussi faible que celui dont nous disposons à l'extrémité la moins éclairée (16 lux) la durée d'adaptation des animaux préalablement obscurés, est courte ; il est facile de vérifier grosso modo, que cette durée est sensiblement la même pour les quatre densités optiques envisagées. Elle est de 2 à 3 minutes environ. Autrement dit, le gradient lumineux n'exerce aucune influence notable sur la durée de stationnement à l'extrémité distale de la cuve.

En ce qui concerne la durée de progression des animaux en première phase jusqu'au milieu du tube, elle est si courte par rapport à la durée totale de l'expérience qu'elle ne semble pas devoir faire l'objet d'une étude particulière.

Ces résultats légitiment donc le protocole consistant à réaliser l'égalité des éclairements au milieu de la cuve. Une autre série d'expériences selon ce protocole nous permet d'aboutir aux résultats suivants :

	6'	9'	12'	15'	18'	21'	24'	27'	30'	33'	36'
Milieu pur :	2,41	2,44	2,57	2,62	2,68	2,71	2,72	2,77	2,78	2,79	2,78
1 G.	2,44	2,56	2,6	2,68	2,77	2,76	2,76	2,77	2,8	2,79	2,79
2 G.	2,48	2,67	2,6	2,63	2,71	2,7	2,78	2,72	2,81	2,82	2,81
3 G.	2,53	2,57	2,55	2,6	2,62	2,66	2,69	2,8	2,8	2,82	2,82

(37)

9°) - Variations des modalités de la photocinèse sous l'influence des substances pharmacodynamiques.

a)Action excitante (ou inhibitrice) de la Génostrychnine.

Une première série d'expériences nous a donné comme valeur d'activités relatives correspondant respectivement aux dosages suivants :

Milieu pur - 9 gouttes - 18 gouttes - 27 gouttes,

les valeurs suivantes :

$a_{pur} = 5/129 = 0,04$ - $a_9 = 0,18$ - $a_{18} = 0,45$ - $a_{27} = 0,32$ (38)

Dans une seconde série d'expériences nous avons obtenu les résultats suivants :

$a_{pur} = 0,11$ - $a_9 = 0,22$ - $a_{18} = 0,48$ - $a_{27} = 0,33$ (39)

Nous constatons la répétition qualitative des mêmes phénomènes : l'activité relative croît jusqu'au dosage de 18 gouttes, et fléchit ensuite dès que nous atteignons la concentration plus élevée de 27 gouttes. A la 30ème minute, les valeurs d'indice de photopositivité sont les suivantes :

En milieu pur : 2,97 - Avec 9 gouttes : 2,92 - Avec 18 gouttes : 2,84 - et avec 27 gouttes : 2,9

Revenons aux résultats obtenus en détail dans la première série d'expériences de manière à évaluer la variation d'amplitude des phases. Au cours de la première journée, nous obtenons les résultats suivants :

En milieu pur : Une phase positive unique qui fait passer de 1 à 3 l'indice de la population, avant la 6ème minute.

Avec 9 gouttes : Une première phase positive, terminée avant la 6ème minute et qui porte également l'indice de photopositivité de 1 à 3, puis une phase photonégative très faible qui fait passer l'indice de 3 à 2,92.

Avec 18 gouttes : Il y a comme précédemment une première phase positive qui s'achève avec la première observation, c'est-à-dire avant la 6ème minute, puis une première phase négative qui se déclenche après la 12ème minute, qui dure 9 minutes et dont l'amplitude, exprimée par la variation de l'indice de photopositivité, est 0,31 ; ensuite se déclenche une seconde phase positive de 0,16 d'amplitude puis une seconde phase négative de 0,04.

Avec 27 gouttes : Une phase positive (analogue aux précédentes) puis une phase négative de 15 minutes et de 0,09 d'amplitude et une seconde phase positive de 0,016 d'amplitude.

Tels sont les résultats obtenus au cours de la première journée d'expériences. Si maintenant, nous calculons, pour les quatre journées d'expériences, les valeurs moyennes d'amplitude des phases ainsi que le nombre moyen de phase pour chaque dosage considéré, nous obtenons les résultats suivants :

	Nombre moyen de phases		Amplitude moyenne des phases	
	Positives	Négatives	Positives	Négatives
Milieu pur	1,25	0,5	1,61	0,06
9 gouttes	2	1,75	1,02	0,06
18 gouttes	2,25	1,75	0,94	0,16
27 gouttes	1,5	1,25	1,02	0,08

(40)

Ces résultats sont particulièrement significatifs, surtout si on examine les variations du dosage en strychnine corrélativement aux variations de l'activité relative. En effet, lorsqu'on accroît le dosage de l'excitant jusqu'à la valeur de 18 gouttes, le nombre de phases s'accroît tandis que diminue l'amplitude moyenne; autrement dit, le polyphasisme s'accentue.

Lorsqu'on élève le dosage jusqu'à la valeur de 27 gouttes, on constate que le polyphasisme s'estompe, puisque les phénomènes inverses s'amorcent : diminution du nombre moyen des phases et accroissement de l'amplitude moyenne des phases positives. Il est à noter que si l'on fait abstraction des premières phases, qui jouent un rôle exceptionnel, l'amplitude moyenne des phases (positives ou négatives) croît jusqu'au dosage critique de 18 gouttes, puis décroît lorsqu'on passe au dosage de 27 gouttes :

Milieu pur : 0,03 - Avec 9 G. : 0,04 - Avec 18 G. : 0,11 - Avec 27 G. : 0,01

Dans l'échelle des dosages que nous avons effectués, la valeur critique du dosage (c'est-à-dire celle qui correspond à un maximum ou un minimum des grandeurs que nous évaluons) est de 18 gouttes. Si nous observons les phénomènes obtenus avec un dosage de 27 gouttes, nous constatons qu'ils sont marqués par un ralentissement considérable des premières phases, car, qu'il s'agisse du milieu pur

ou de solutions dosées à 9, à 18 gouttes, les diverses populations testées effectuent toutes leurs premières phases en moins de 6 minutes. Bien au contraire lorsqu'on opère avec une solution de 27 gouttes, on trouve que le temps moyen nécessaire à la première phase est de 9 à 10 minutes environ.

Une seconde série d'expériences effectuée deux semaines environ après la première, et de même type, nous a permis de noter comme indices en période de stabilisation, les chiffres suivants :

En milieu pur : 2,99 - Avec 9 G. : 2,98 - Avec 18 G. : 2,89 - Avec 27 G. : 2,9

b)Action inhibitrice d'une substance neuroleptique : la Chlorpromazine.

Une série d'expériences de quatre journées réalisée avec les dosages de Largactil suivants : Milieu pur - 3 gouttes - 6 gouttes - 9 gouttes, nous a permis, avec une source lumineuse de 100 watts, d'aboutir aux résultats suivants :

	Nombre moyen des phases		Amplitude moyenne des phases		Activité moyenne
	Positives	Négatives	Positives	Négatives	
Milieu pur :	1,75	1,5	1,15	0,12	2,19
3 gouttes :	1,5	1	1,29	0,05	1,99
6 gouttes :	1,25	0,5	1,45	0,03	1,83
9 gouttes :	1	0	1,8	0	1,8

Nous pouvons faire les remarques suivantes :

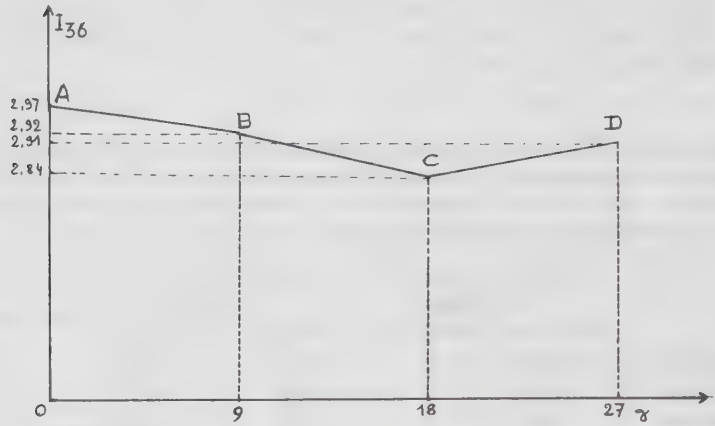
A mesure que croît la concentration en Largactil, on obtient un accroissement constant de l'amplitude moyenne des phases positives, mais aussi une décroissance constante : a)de l'amplitude moyenne - b)du nombre des phases (positives ou négatives) - c)de l'activité moyenne relative.

En outre, si nous évaluons les indices moyens de photopositivité en fin d'expérience, c'est-à-dire à la 36ème minute, nous obtenons les chiffres suivants :

En milieu pur : 1,75 - Avec 3 G. : 1,77 - Avec 6 G. : 1,79 - Avec 9 G. : 1,8

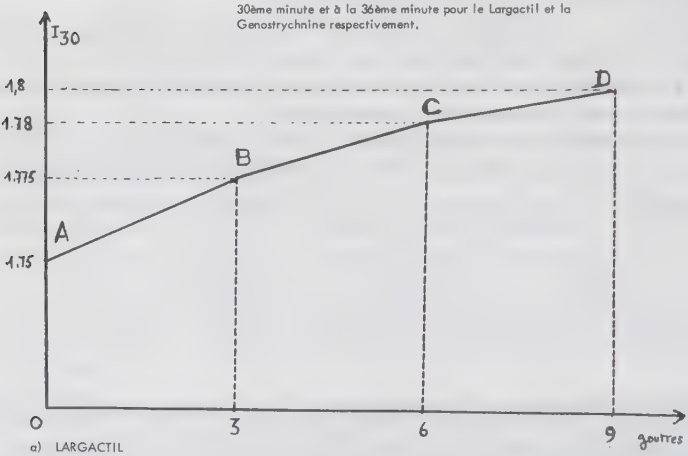
REMARQUE . - La Chlorpromazine a été expérimentée pour la première fois sur les Invertébrés en 1957, par T. NAGANO, qui a étudié l'influence de cette substance sur les Crustacés supérieurs, et plus précisément sur les migrations pigmentaires du Procambarus Clarkii. C'est la raison pour laquelle nous avons jugé utile de l'expérimenter sur Daphnia pulex comme substance neuroleptique. On connait d'ailleurs son action sur les synapses des Vertébrés et on sait que c'est uniquement par cette action synaptique qu'elle peut jouer un rôle d'inhibition.

Nous consignons les résultats obtenus dans les diagrammes suivants :



b) GENOSTRYCHNINE

En ordonnées : I_{30} et I_{36} – indices de photopositivité à la 30ème minute et à la 36ème minute pour le Largactil et la Genostrychnine respectivement.



a) LARGACTIL

INTERPRETATION DES RESULTATS

1°- Commentaires sur la Nature et l'étiologie des phénomènes.

On a vu que Daphnia pulex manifestait trois types de comportement photocinètique : le plus intéressant est évidemment la Rétroprogression, puisqu'elle associe à la progression vers la lumière une réaction axiale habituellement rapportée aux réactions photonégatives. Elle semble infirmer la loi du maximum d'excitation, formulée jadis par VIAUD ; de plus elle constitue un cas particulier du réflexe photodorsal mis en évidence par VON BUDDENBROCK (1914). Nous avons constaté qu'elle ne se manifestait pas en lumière diffuse, du moins dans les intensités moyennes d'éclairement ; elle ne se déclenche que dans le cas où la lumière excitatrice est directionnelle. Il s'agirait donc d'une réaction d'évitement par rapport à une source ponctuelle, dont l'image (ponctuelle bien entendu) produite sur les rétinules, consiste en une concentration d'énergie radiante ; une telle concentration a pour effet de produire une sensation algique chez l'animal et par voie de conséquence, de déclencher chez ce dernier une réaction nociceptive . Un tel phénomène est analogue à l'éblouissement éprouvé par l'Homme et les Vertébrés supérieurs, lorsqu'ils sont placés dans des conditions similaires.

Lorsqu'on amène des Daphnies adaptées à une lumière du jour, relativement intense mais diffuse, dans une cuve soumise à des éclairements inférieurs produits par une source ponctuelle, ces animaux se portent vers la source de la lumière jusqu'à recevoir un éclairement aussi voisin que possible de celui auquel ils étaient adaptés. C'est ce qui explique pourquoi ils sont toujours fortement positifs en début d'expérience. Cependant ils doivent progresser de manière à soustraire le plus possible leurs ommatidies à la lumière directionnelle ; lorsque l'incidence photique est dorsale , les rayons parallèles doivent traverser une épaisseur céphalique de 10 à 15 fois supérieure à celle qu'ils auraient à traverser si l'animal faisait face à la lumière, avant d'atteindre l'œil composé.

RINGELBERG(1964) définit l'axe optique de l'œil de Daphnia magna comme la direction moyenne des fibres post-rétiniennes ; cette direction fait environ 45° avec l'axe du corps, à condition que les muscles antagonistes de l'œil composé soient soumis à des tensions égales. Pour Daphnia pulex, les particularités anatomiques sont sensiblement équivalentes.

Si l'animal est fortement "polarisé" en direction de la lumière, sa trajectoire ascendante, très "tendue" sera assez voisine du plan horizontal, et l'axe optique de l'œil, qui se confond assez bien avec la direction moyenne des ommatidies antérieures, sera dirigé vers le fond de la cuve. La Daphnie se dirigera selon une progression dite "normale" et rapide vers la lumière, c'est-à-dire sans être obligée de nager sur le dos. Si au contraire elle est faiblement "polarisée", l'axe de son corps, lors de la phase ascendante, sera assez voisin de la verticale, ce qui signifie que l'axe de l'œil sera voisin de la direction des rayons lumineux. L'animal manifestera alors le réflexe photodorsal sous la forme de la Rétroprogression.

Nous savons en effet que Daphnia Pulex progresse selon une ligne brisée constituée par une alternance de mouvements rectilignes ascendants (actifs) et de mouvements de chute (passifs) presque verticaux. L'axe du corps bascule légèrement

et c'est à la fin du mouvement de chute que cet axe se rapproche le plus de la verticale. C'est toujours à ce moment-là, comme nous avons pu le constater, que se produit le passage de la progression normale à la Rétroprogression. Il est aisé d'expliquer ce phénomène : c'est à la fin du mouvement de chute que l'axe de l'œil composé se rapproche le plus de la direction générale des rayons ; à ce moment, les ommatidies les plus fortement excitées ne sont plus les mêmes.

Le photostationnement qui constitue la limite entre la Rétroprogression et la Rétrogradation peut se caractériser par une "polarisation nulle", pour employer le langage de RICHARD (1950), ou, ce qui revient au même, par une "impulsion photocinètique" nulle si l'on veut utiliser la terminologie de VIAUD.

Les individus adossés à la paroi proximale ne peuvent être considérés comme étant en photostationnement puisqu'ils subissent une excitation mécanique (le contact avec la paroi) ; ils tournent tous le dos à la lumière ou plus exactement à la paroi. Il y a tout lieu de penser en effet que cette réaction dorsale n'est pas exclusivement de nature photique, mais qu'elle est d'ordre tactile (peut-être nociceptif?) ou tout au moins qu'elle dérive de la sommation de la réaction photique et de la réaction tactile.

Une telle réaction se produit toujours lorsque l'animal heurte perpendiculairement un obstacle rigide, même dans des conditions expérimentales où la Rétroprogression ne se produit pratiquement pas, comme c'est le cas avec notre cuve-canal circulaire. Il s'agit donc d'une réaction de contact, qui peut cependant être facilitée ou contrariée par la lumière.

Avec des animaux complètement désadaptés à la lumière, l'immersion brutale dans une cuve soumise à des éclairements moyens, a pour effet de provoquer l'apparition de nouveaux types de comportement, qui semble avoir un caractère nettement pathologique. Il s'agit de mouvements en "boucles" ou en "loopings" que l'animal effectue de manière rapide et quelque peu désordonnée. Au cours de tels mouvements, l'individu testé fait varier très rapidement par rapport aux rayons lumineux l'axe de son corps et par conséquent l'axe de son œil composé, qui est amené par un mouvement de rotation très vif à prendre toutes les positions possibles par rapport aux rayons lumineux. Ce "balayage" très rapide des ommatidies a pour effet de n'exciter les différentes rétinules que pendant un laps de temps très court, probablement inférieur au 1/100 de seconde. Le caractère fugace d'une telle excitation a pour effet de la rendre relativement supportable par l'animal.

Cette réaction est nettement photopathique ; de plus elle est forcée ; elle a un caractère nettement transitoire, puisqu'elle ne dure que quelques minutes pour faire place à un comportement photonégatif plus régulier (rétrogradation rapide). Les Daphnies obscurées s'adaptent en effet, assez rapidement, à une intensité d'éclairement voisine de l'éclairement à l'entrée de la cuve.

Après des rétrogradations normales, qui ne sont guère concevables que dans le tube de Viaud avec pompe ou dans la cuve-canal, l'animal passe en rétroprogression, puis en progression normale (ce n'est en effet que lorsque l'animal est en cours d'adaptation qu'il peut manifester dans la cuve-canal la Rétroprogression.)

Nous venons de parler "d'axe optique" de l'œil, mais cette appellation morphologique commode ne doit pas traduire une vérité biologique ou physiologique. En réalité il est probable, bien que ce fait reste à prouver, au niveau physiologique,

que les différentes ommatidies ont des photoréceptions différentes soit à cause de leurs structures propres (leurs tailles sont inégales) soit à cause de leur localisation par rapport à la surface cuticulaire atteinte par les rayons lumineux. Nous avons affaire à un œil composé relativement simple, mais sur lequel semblent se découper des zones fonctionnelles élémentaires commandant des mouvements d'orientation précis vis-à-vis d'une source ponctuelle. N'oublions pas que l'œil le plus complexe des Insectes supérieurs commandera d'une manière par trop différente, du point de vue physiologique, des réactions d'orientation intégrées à des comportements très divers (pensons pour ne prendre qu'un exemple à l'orientation des Fourmis ou des Abeilles par rapport au Soleil.

Selon CLARKE, les Daphnies manifestent une nage normale lorsqu'elles sont excitées par une lumière oblique ayant traversé le dioptre air/eau horizontal et sont toujours en rétroprogression lorsque l'excitation photique est latérale. Ce n'est pas vrai en général comme on l'a vu. Cependant dans notre cuve parallèlipipédique, le réflexe photodorsal se manifeste pendant 92 à 97% de la durée de l'expérience. Dans leur première phase positive, les animaux sont surtout en progression normale ; les rétroprogressions sont rares, surtout avec une lampe de 100 watts (elles sont naturellement plus abondantes avec une lampe de 200 watts). On peut se demander pourquoi, dans le cas d'animaux préalablement désadaptés à la lumière du jour, les rétroprogressions semblent être bien plus rares (pour ne pas dire inexistantes) dans la cuve-canal que dans la cuve parallèlipipédique. Il y a deux explications possibles : d'abord l'éclairement, dans les conditions expérimentales qui ont été les notres, n'a guère été que de 1500 lux, dans le premier cas, alors que dans la cuve habituelle, il a été en général de l'ordre de 2000 à 5000 lux. Enfin nous avons constaté que la plupart des animaux, pour ne pas dire tous, après la première phase positive entraient en contact avec la paroi proximale; cette période de stationnement se caractérisait en fait par une alternance de phases de très petites amplitudes (de l'ordre de 1 à 3 minutes) tantôt négatives, tantôt positives, et entrecoupées de chocs contre la paroi proximale. Il n'est pas interdit de penser que ces chocs pourraient être à l'origine d'une certaine inhibition photique. HOVEY (1929) a constaté qu'on pouvait créer une inhibition de cette nature par des contacts répétés de la partie antérieure de Planaria leptoplana avec un obstacle rigide, et même supprimer complètement la photocinèse positive. Dans notre cuve habituelle, l'inhibition photique occasionnée par les chocs engendre la généralisation des rétroprogressions et le polyphasisme. Dans notre cuve-canal, l'animal n'entre en contact avec aucun obstacle susceptible de contrarier sa progression vers la lumière. C'est ce qui explique l'absence de phases négatives et la rareté des rétroprogressions dont l'existence est liée de très près au polyphasisme, chez des animaux préalablement adaptés à la lumière diurne.

Rappel de résultats d'autres auteurs.

En ce qui concerne les courbes d'adaptation de VIAUD et de MEDIONI, elles sont très différentes de celles qui caractérisent les phénomènes que nous avons observés ; la raison de cette différence se situe probablement dans les différences d'appareillages : Il est vraisemblable que des tubes allongés et étroits imposent aux animaux étudiés, qu'il s'agisse de Daphnies ou de Drosophiles, une liaison

mécanique et les astreignent à se déplacer dans une seule dimension. Nous nous sommes efforcé au contraire de réaliser des appareillages propres à éliminer des interférences de ce genre. Notre cuve-canal restitue, dans toute sa pureté, la véritable physionomie des mouvements d'origine photique.

En outre, dans les expériences de VIAUD, la densité statistique est considérable, puisque cet auteur a concentré de 50 à 100 animaux dans un tube de faible volume ; il est possible dans de telles conditions qu'un effet de masse ait altéré la physionomie véritable des phénomènes. Dans notre cuve, d'un volume relativement considérable, nous avons limité à 20 ou 25 le nombre des animaux, pour un seul test. De telles différences laissent entrevoir l'influence considérable de l'appareillage.

2° - Degré de validité de l'équilibre statistique.

Si on considère l'indice de photopositivité en période de stabilisation avec départ coté éclairé, on constate qu'il est très proche de son homologue obtenu avec départ coté distal. La différence entre les deux indices n'est que de 1%. Quand on songe que, dans chaque série, les photopositivités moyennes à l'instant initial sont de 3 pour les départs coté éclairé et de 1 pour les départs coté distal, on ne peut qu'être frappé par la convergence très nette des répartitions statistiques de chaque série d'expériences malgrè des valeurs initiales aussi divergentes que possible. Cette convergence que nous avons mise en évidence pour des valeurs d'éclairement à l'entrée de 2063 lux et de 1650 lux, et que nous avons pu vérifier pour d'autres valeurs d'éclairement voisines, nous permet d'affirmer qu'un échantillonnage de Daphnies soumis, dans une cuve expérimentale, à une lumière excitatrice d'intensité et de température de couleur constantes, tend à se stabiliser, au bout d'un temps plus ou moins long, dans une position d'équilibre relatif indépendante de la répartition statistique initiale.

Ce résultat prouve donc qu'en nous bornant à la considération des chiffres de répartition statistique au 24ème, 21ème, 27ème et 30ème minutes, pour chaque test, en vue du calcul de l'indice de photopositivité pour chaque éclairement considéré, nous obtenons avec une précision suffisante, une bonne définition de l'état d'équilibre. A ce sujet, remarquons que les deux écarts entre les deux indices de photopositivité d'une population correspondant à deux valeurs consécutives d'éclairement , varient entre 2 et 5%, alors que la différence entre un I_o et un I_e est de l'ordre de 1/100 comme nous venons de le voir.

Si l'on étudie les chiffres obtenus à la 27ème et à la 30ème minutes concernant (I_o - I_e) on se rend compte que ces variations sont du même ordre de grandeur que la valeur prise par (I_o - I_e) à la 30ème minute ce qui démontre que la convergence de I_o et de I_e doit s'effectuer en même temps que la stabilisation statistique de la population et avec un même degré de précision.

Toutefois, ce qui nous intéresse, ce n'est pas tellement de savoir que la stabilisation a lieu à la 30ème minute, que d'être assuré que la convergence s'effectue au bout d'un temps plus ou moins long. Or il en est bien ainsi, puisque I_o et I_e se stabilisent chacun autour d'une valeur moyenne très proche sans doute de la valeur moyenne des résultats obtenus au cours des quatre dernières observations. Une telle stabilisation de la répartition statistique a d'ailleurs été constatée par VIAUD

en 1947, et nous l'avons également vérifiée. La valeur de la photopositivité doit être évidemment proche de la moyenne $\frac{I_o + I_e}{2}$ pour laquelle on a obtenu les valeurs suivantes (I_o dans les dernières minutes oscille autour d'une valeur moyenne autour de laquelle oscille également I_e :

21'	24'	27'	30'
2,86	2,86	2,85	2,86

Comme on le voit il est facile de calculer la valeur d'équilibre lorsqu'on se contente d'une précision de l'ordre de 1/100.

3° - Considération sur l'induction de rythmes de photopositivité par le milieu écologique.

a)Rôle de l'alternance naturelle des jours et des nuits sur le rythme nycthéméral de photopositivité.

Les chiffres auxquels nous avons abouti et qui représentent les indices de photopositivité au moment de la stabilisation ont nettement mis en évidence l'existence d'un véritable rythme nycthéméral de capacité photopathique ; il ne fait pas de doute que ce rythme est lié à l'alternance naturelle des jours et des nuits. Nous pensons avoir démontré que les variations de température de l'extérieur ne peuvent jouer qu'un rôle minime dans l'élaboration d'un tel rythme, si tant est qu'on puisse en parler. Pour achever de démontrer que l'induction nycthéméralе de ce rythme est surtout de nature photique, nous avons soumis nos animaux à des conditions constantes d'éclairement pendant plusieurs jours. Nous avons choisi l'obscuration continue plutôt que l'illumination continue, pour ne pas déclencher de phénomènes pathologiques chez nos animaux ; il est facile de comprendre en effet que des animaux qui, de 23 heures à 8 heures du matin (le 15 Décembre) se montrent aussi nettement photophobiques ne peuvent que pâtir d'un éclairement continu appelé à durer plusieurs jours (1). Au contraire une obscuration de quelques jours ne peut porter aucun préjudice à nos Daphnies ainsi que l'expérimentation nous l'a montré d'ailleurs.

Observons les résultats après obscuration ; le nivellement des indices dans le courant de la journée, qui ne peut être considéré comme total qu'après 3 journées d'obscuration, montre qu'il y a persistance du rythme nycthéméral précité pendant deux jours au moins, mais que ce rythme s'atténue progressivement; autrement dit il y a nivellement ; cependant les indices, d'un jour au suivant, décroissent et tendent vers l'unité. Ce second phénomène peut être considéré comme une extinction de la capacité photopathique. Il importe de souligner que cette extinction n'est manifestement pas de même nature que celle qu'on observe au cours d'un examen du rythme nycthéméral complet au début ou au cours de la nuit c'est-à-dire de 17h à 23h le 15 Décembre ou de 21 h à 4h du matin au mois d'Août. En ce dernier cas, l'extinction est facilitée par l'inhibition nocturne puisqu'elle devient complète au bout de 6 h ou 7 h ; dans le premier cas il s'agit d'une extinction pure et simple qui ne devient totale qu'au bout de trois

(1) Nous avons, à plusieurs reprises, soumis nos animaux à une excitation photique constante et continue depuis le coucher du Soleil jusqu'à son lever, excitation assez intense d'ailleurs, mais tout de même inférieure à celle d'un éclairement diurne par temps clair. Cette lumière artificielle, d'une température de couleur de 2800°K émanait d'une lampe à incandescence de 150 Watts, placée à 30 ou 40 cms au dessus du dioptre air/eau du milieu aquatique. Or nous avons constaté que les animaux testés succombaient dans la proportion de 85 à 90 %, au moins, après une seule nuit d'excitation photique normale.

jours. Ce phénomène est étroitement lié au phénomène précité de nivellement, puisqu'il commence avec lui et finit avec lui.

En ce qui concerne le rythme nycthéméral de capacité photopathique, on peut dire ceci :

La valeur de l'indice de photopositivité en période de stabilisation statistique serait en raison directe de l'intensité de l'excitation photique naturelle, immédiatement avant l'expérience. Toutefois la réponse de nos individus testés est loin d'avoir un caractère d'instantanéité, et de se calquer exactement sur le rythme nycthéméral des éclairements d'excitation diurne, car il est compliqué par des phénomènes d'adaptation sensorielle et de récupération. Les temps de latence sont importants, comme il est facile de le voir sur nos deux diagrammes : une heure le matin, trois heures dans le courant de la journée (vers midi) et 7 h le soir, qui correspondent à des excitations photiques, respectivement croissante, sensiblement constante et décroissante. Si nous comparons nos deux diagrammes, nous constatons que nos latences sont sensiblement constantes lorsqu'on passe de l'Eté à l'Hiver ou vice-versa. Seules diffèrent bien entendu, les heures de manifestation de la latence du matin et celle du soir ou de la nuit.

Dans un autre ordre d'idées, VIAUD avait déjà noté que les Daphnies d'élevage étaient moins "positives" que les individus directement prélevés dans la Nature. Ceci peut s'expliquer par le fait que les éclairements mesurés au niveau des mares et des bassins, placés à l'extérieur, sont, en général, supérieurs à ceux que l'on peut mesurer à l'intérieur des salles dans les mêmes conditions météorologiques et aux mêmes heures. Ces conditions n'ont pas été les notres, puisque nous avons constaté, répétons-le, des conditions d'éclairement à peu près identiques dans les deux cas (intérieur et extérieur). Nous avons cependant tenu à citer ce fait d'observation parcequ'il met en évidence l'influence de l'excitation photique pré-expérimentale sur les valeurs d'indice en fin d'expérience.

b)Existence probable d'un rythme saisonnier de photopositivité.

Il ne nous a pas été possible de mettre nettement en évidence l'existence d'un rythme saisonnier de photopositivité, mais seulement de le pressentir. A la mi-Octobre , les Daphnies manifestaient presque toutes , une photopositivité monotone et se stabilisaient dans la partie la plus éclairée de la cuve ; leur photopositivité en période de stabilisation était donc très forte. Elle allait constamment décroitre à partir de la mi-Novembre ; on observa alors de moins en moins de phototaxies monotones, jusqu'au jour où toutes les Daphnies demontrèrent polyphasiques, ce qui nous amena à mesurer leur photopositivité en tenant compte de la répartition des animaux dans la cuve après stabilisation. A ce stade d'observation, nous remarquons que l'indice de photopositivité ne cesse de décroître. Autour du 9 Décembre, cette décroissance s'accélère. En examinant alors à la loupe binoculaire les animaux testés, nous avons remarqué dans la région postéro-dorsale, la présence d'œufs d'Hiver dans la cavité incubatrice. On pourrait objecter que les Daphnies sont plus "négatives" au début, en raison même de leur gravidité, que nous n'avions pas remarquée à la mi-Octobre. Toutefois, la présence d'œufs d'Hiver n'est pas seule en cause, non plus que l'age ; nous avons en effet constaté la présence de Daphnies de petite taille au voisinage des adulte , qui , quoiqu'étant , en général , plus photopositives manifestaient

une certaine décroissance de leur photopositivité entre le 15 Octobre et le 15 Décembre. Il s'agissait donc bien là, semble-t-il, d'un phénomène saisonnier. Nous avons également observé, autour du 15 Décembre le phénomène suivant : Des animaux ayant subi une obscuration continue de plusieurs jours (2 ou 3 j. pour fixer les idées) et plongés brusquement dans la cuve expérimentale illuminée, n'ont manifesté, au cours du processus d'adaptation, aucune de ces réactions algiques qu'elles avaient présentées deux mois plus tôt (mouvements en boucles vifs et désordonnés.) A première vue, on serait tenté de conclure qu'il y a inhibition par le froid du pouvoir réactogène de l'animal. Il n'en est rien. En effet , nous avons expérimenté en premier lieu avec des animaux pêchés dans la nature depuis peu de temps dans un bassin où la température de l'eau n'était que de 6° . Nous avons conservé quelques unes de ces Daphnies en aquarium dans une pièce où la température était voisine de 18°, pendant une quinzaine de jours environ et nous avons répété l'expérience. Nous avons ainsi constaté deux phénomènes intéressants :

Les individus qui venaient de subir une obscuration de deux jours ne manifestaient , au moment de l'introduction dans la cuve expérimentale, aucune des réactions algiques présignalées. Il en était de même de ceux que nous avions conservés en aquarium près d'une fenêtre et qui demeuraient adaptés à la lumière ; de plus ceux-ci manifestaient toujours une photopositivité aussi faible. L'inhibition était due en ce cas à l'existence probable d'un rythme saisonnier. Nous n'avons que peu étudié l'excitabilité dans les phénomènes de sensibilité différentielle, parcequ'ils nous ont paru être trop éloignés des conditions naturelles, et par voie de conséquence, quelque peu dénués d'intérêt. Tout ce que nous pouvons dire, c'est que les réactions nociceptives (mouvements rapides en boucles) étaient bien plus rares en Décembre, aux environs du Solstice d'Hiver qu'au Printemps ou en Eté. Il faut admettre qu'il y a, en ce cas, inhibition saisonnière, probablement due, en partie au moins, au froid.

S'il y a rythme saisonnier, celui-ci affecte le gisement et ne peut concerner l'individu, lequel vit en moyenne 45 jours. Il est difficile de parler d'un tel rythme quand les conditions du milieu écologique se modifient constamment ; c'est ainsi que le pH et le rapport C02/02 varient dans de larges proportions. Nous pouvons dire toutefois que nous avons constaté un maximum de photopositivité en Juin et un minimum en Décembre. Une étude systèmatique de ce phénomène eût été délicate. Il aurait fallu assurer la constance de certains facteurs dans la milieu écologique, par exemple : le pH et le niveau de l'eau du milieu aquatique.

4° - Explication du Réflexe photodorsal comme comportement adaptif.

Rappelons le principe du "maximum d'excitation" formulé par VIAUD : "Les animaux se dirigent vers la source lumineuse dans une position telle que leurs organes photorécepteurs soient aussitôt excités au maximum, c'est-à-dire l'avant du corps tourné vers la lumière, leurs réactions photonégatives ne devant intervenir qu'en cas de dépassement de ce maximum d'excitation photique".

Manifestement ce principe est infirmé par l'existence de la Rétroprogression, dont l'originalité consiste dans l'association d'une photocinèse positive avec une réaction axiale photonégative. Précisons d'ailleurs que nous utiliserons ce terme par

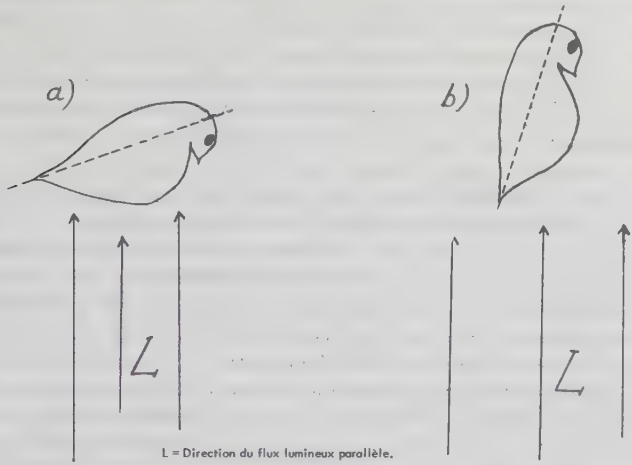
référence aux positions du corps de la Daphnie dans le faisceau lumineux, et nous ne voulons rien préjuger du fonctionnement oculaire. Ce type de comportement est de nature à corroborer l'hypothèse de CLARKE et de EWALD, selon laquelle le mécanisme d'orientation axiale est indépendant de celui de la photocinèse. Il avait même été passé sous silence par VIAUD, qui par ailleurs avait fait abstraction du réflexe photodorsal, d'un caractère plus général que la Rétroprogression. Par contre VON BUDDENBROCK (1915) eut le tort d'attribuer au "Lichtrücken reflex" un rôle trop général, du moins en ce qui concerne les Daphnies. Selon lui, en effet, le Réflexe photodorsal peut, lui seul, permettre la position normale de nage chez les animaux dépourvus de statocystes (Larves d'Insectes, Cladocères, Isopodes, etc...) ; ceci impliquerait le caractère général d'un tel réflexe. Il n'en est rien ainsi que nous avons pu le mettre en évidence avec notre cuve-cristallisoir, qui nous a permis d'observer des mouvements de nage normale, persistants, en dépit d'une excitation lumineuse par une source placée sous le cristallisoir.

Le fait qu'en opérant en lumière diffuse le réflexe photodorsal se déclenche plus lentement qu'en lumière ponctuelle (ou radiale) et se manifeste par une proportion moins grande d'animaux, est de nature à corroborer notre précédente interprétation de la Rétroprogression, et nous donne à penser qu'un tel réflexe est une réaction d'évitement par rapport à une photo-excitation localisée au niveau de certaines ommatidies de l'œil composé.

On sait que lorsqu'on dépose des animaux dans la partie centrale du cristallisoir ils manifestent immédiatement des réactions centrifuges très nettes et se cantonnent ensuite à la périphérie de la cuve, en "longeant" la paroi verticale. De tels types de comportement, tout en se conciliant avec le sens statique de l'animal sont des réactions d'évitement puisqu'elles ont pour effet de placer la direc-générale des fibres post-rétiniennes et la région ventrale dans une direction aussi oblique que possible par rapport aux rayons incidents. Il est clair que les rayons lumineux feraient un plus petit angle avec les axes des ommatidies centrales antérieures, dans toute autre cinèse que cette cinèse radiale centrifuge.

Reprenant le tableau (9), nous voyons nettement que le réflexe photodorsal est bien plus lent à se manifester dans l'expérience de Décembre que dans celle de Novembre. Cette tendance semble être en corrélation avec l'inhibition saisonnière de la photocinèse. On a pu constater que l'inhibition créée par la Chlorpromazine a le même effet que l'inhibition par le froid : celui de retarder, voire de supprimer en partie le déclenchement du réflexe photodorsal. Un tel phénomène s'explique en effet, parfaitement, quand on considère l'activité des animaux et leur orientation axiale. En effet, lorsque les animaux manifestent une forte activité, c'est-à-dire lorsque la vitesse de déplacement est grande, leur axe longitudinal est fortement incliné par rapport à la verticale (fig. a). Il en résulte que le flux lumineux qui impressionne leur partie antéro-ventrale est relativement considérable ; en outre les rayons lumineux font avec les axes des ommatidies antérieures de l'œil composé un angle très aigu. Le déclenchement du réflexe photodorsal n'en sera que plus aisé. Si au contraire, les animaux ne manifestent qu'une faible activité, autrement dit si leur vitesse de déplacement est

faible, leur axe longitudinal sera voisin de la verticale (fig.b)



L = Direction du flux lumineux parallèle.

Les ommatidies antérieures de l'œil composé ne seront que faiblement impressionnées par la lumière. Il en sera de même de la face antéro-ventrale. L'animal ne sera donc que peu géné par la lumière et l'actualisation du réflexe photodorsal n'en sera que plus lente.

En lumière diffuse, c'est-à-dire en utilisant un dépoli, on fait avec la cuve-cristallisoir les mêmes constatations que celles qu'on a faites avec la cuve allongée : il y a diminution, pour ne pas dire suppression, des réflexes photodorsaux, ce qui corrobore notre hypothèse selon laquelle le réflexe photodorsal ne serait qu'un réflexe d'évitement.

Sommation des facteurs d'inhibition.

Reprenons notre tableau N° 11, qui montre, dans ce cas, la décroissance du nombre d'animaux en nage normale en fonction du temps de l'expérience. Ce qui frappe dans ce tableau, c'est tout d'abord l'extrême lenteur de l'actualisation du réflexe photodorsal, mais aussi un fait nouveau : la réversibilité du phénomène, du moins pour une période assez prolongée. Les précédentes expériences en lumière verticale ont mis en évidence le caractère monotone de la décroissance de nombre d'animaux en nage normale, ce qui aurait pu laisser supposer que les Daphnies étaient toutes destinées, à plus ou moins longue échéance, à se renverser sur le dos dans le fond de la cuve, vu le caractère apparemment irréversible du phénomène. Il n'en est rien, si l'on en juge par cette expérience. Il faut préciser que pendant toute la durée de celle-ci, notre observation a été continue, bien que nous nous soyons borné à noter la répartition statistique à des intervalles assez espacés. Ce n'est que dans le cas où il y a sommation des facteurs d'inhibition que nous avons constaté (et cela à deux reprises) la réversion du phénomène. Le fait que le nombre de nos animaux en nage normale se soit stabilisé à 7 ne signifie pas que cette stabilisation soit nécessairement définitive et que les autres animaux manifestant le réflexe photodorsal (provisoirement de 5) ne soit pas destiné à s'accroître. Nous ignorons certes ce qui se serait passé si l'expérience avait duré plusieurs heures.

Cependant, dans les conditions antérieures, nous n'avions jamais remarqué de réversion du phénomène, ce qui donnait fortement à penser que le passage de la nage normale à la nage sur le dos était irréversible et que par conséquent il devait affecter, à plus ou moins longue échéance, tous les animaux testés. Dans les conditions présentes, notre opinion est bien plus réservée et nous ne rejetons pas a priori la possibilité d'une stabilisation d'une fraction importante de l'échantillonage testé, bien qu'on ne puisse rien préjuger de ce qui pourrait se passer après la 60ème minute. Précisons que les 7 animaux qui sont en nage normale pendant les 25 dernières minutes de l'expérience sont toujours les mêmes.

En résumé, nos recherches précédentes sur le réflexe photodorsal, en lumière verticale ascendante, nous ont permis de mettre en évidence que ce phénomène n'est pas aussi général que semble l'affirmer BUDDENBROCK, qu'il n'a pas un caractère inévitable, et qu'il peut même être inhibé en grande partie par le sens statique de nos animaux. Enfin, ce qui caractèrise un tel réflexe, c'est qu'il s'actualise sous la forme d'une réaction d'évitement. En lumière verticale descendante, le problème est bien plus simple, du fait que le sens statique et le réflexe photodorsal ajoutent leurs effets au lieu de se contrarier comme précédemment. Nous avons vu, notamment au cours de nos expériences avec la cuve-canal que le réflexe photodorsal n'a pas forcément un caractère dominant par rapport aux autres formes de réactions d'évitement.

Il semble bien que l'on ne doive pas classer le réflexe photodorsal parmi les "tropismes" (au sens restreint qu'il convient d'attribuer à ce dernier terme) bien qu'il se soit présenté dans nos expériences précédentes sous la forme d'une réaction orientée de caractère permanent, car il apparait qu'un tel réflexe est fonction de l'intensité de la lumière excitatrice, ce qui ne semble pas devoir être le cas pour les tropismes, tels qu'on les a définis jusqu'à présent. Une réaction d'évitement peut être assimilée à une "pathie" et non à un tropisme si on utilise ces termes au sens que VIAUD leur avait attribué.

5° - Liaisons entre la photocinèse, l'orientation axiale et la photoréception.

a)Cas d'adultes adaptés à une lumière diurne normale.

Dans le cas ou la lumière excitatrice traverse le dioptre air/eau horizontal, c'est-à-dire dans des conditions optiques assez proches de celles de la Nature, nous n'avons pas constaté de rétroprogression, ce qui laisse supposer que Daphnia pulex ne manifeste pas ce type de comportement dans les conditions écologiques habituelles. En outre, les phototaxies que nous considérons comme des cinèses nettement orientées, selon la conception de SOULAIRAC (1948), et qui peuvent être assimilées à des trajectoires rectilignes dans les conditions expérimentales qui ont été les notres dans le présent travail, semblent être assez rares dans la Nature. En effet, tandis qu'on obtient, en lumière horizontale à source ponctuelle, des indices de rectitude très voisins de l'unité, par contre en incidence rasante, les indices de rectitude sont voisins de 0,7 (pour l'ensemble de la trajectoire il est ~~vrai)~~ et les variations angulaires du plan sagittal sont très amples. Ce dernier peut prendre toutes les positions possibles. Une taxie n'est guère possible qu'en incidence rasante et au début du parcours seulement. Cette expérience met donc en évidence le fait suivant : l'orientation axiale (et en particulier le réflexe

photodorsal) semble conditionner en partie le comportement taxique et la récipraque peut être considérée comme valable.

Notons en passant que ce n'est que lorsque l'animal nageait en droite ligne vers la lumière que nous avons constaté la rétroprogression, ce qui semble bien indiquer que dans ce type de comportement la Daphnie perçoit directement la source lumineuse par ses ommatidies postérieures (proches de la surface de raccordement avec les fibres post-rétiniennes) quoique la vision soit nécessairement atténuée.

Ce qui distingue le plus nettement le comportement photocinètique en lumière horizontale de la photocinèse dans des conditions optiques semblables à celles de la Nature, ce n'est pas tellement la différence entre les indices de rectitude enrégistrés dans les deux cas, que celles qu'on observe entre les amplitudes angulaires du plan sagittal. Celui-ci, dans le premier cas, peut s'incliner de 7 à 8° au maximum par rapport aux rayons lumineux horizontaux alors qu'au contraire il peut prendre toutes les positions possibles lorsque l'animal se trouve placé dans des conditions naturelles, ou tout au moins dans des conditions optiquement semblables aux conditions naturelles. C'est dire suffisamment que dans le premier cas, les réactions d'évitement jouent un rôle très net, indiscutable, d'orientation du plan sagittal par rapport à la direction générale des rayons lumineux ; l'animal en rétrogradation ou en rétroprogression ou en photostationnement manifeste une réaction d'évitement par rapport à la lumière ponctuelle, et maintient son plan sagittal à peu près dans la direction des rayons lumineux. Ce réflexe est probablement lié à la symétrie des organes photorécepteurs considérés avec leurs valeurs respectives d'excitabilité par rapport au plan sagittal. Tout se passe donc comme s'il y avait un couple de forces maintenant le plan sagittal dans la direction des rayons lumineux ou tendant à l'y ramener. C'est cette orientation axiale très nette par rapport à la lumière qui détermine la rectilinéarité du parcours. Par contre, dans le cas où l'animal est fortement attiré vers la lumière (progression normale), l'axe longitudinal est assez voisin de l'horizontale et de la direction des rayons lumineux. Il en est d'ailleurs de même lorsque, pour une cause qui n'est pas nécessairement de nature photique, l'animal s'éloigne rapidement de la paroi proximale vers la paroi distale comme s'il allait fuir la lumière. En ce cas le couple ne peut jouer à lui seul le rôle déterminant dans le déclenchement du réflexe postural. En effet, la rectilinéarité du parcours, déterminée elle-même par l'intensité de l'impulsion photocinètique et la maturation du comportement dans le milieu écologique (les jeunes animaux, comme nous l'avons remarqué ont des parcours très sinueux), se trouve elle aussi à la base de l'orientation du plan sagittal dans la direction des rayons lumineux. Dans le second cas, qui est celui de la lumière descendante traversant le dioptre air/eau par la surface horizontale du milieu aquatique, l'animal peut avoir son axe longitudinal dans la direction des rayons lumineux ou dans le cas contraire, les rayons viennent frapper sa partie dorsale et c'est ce qui arrive le plus souvent. De toutes façons, il ne peut y avoir, dans de telles conditions optiques, qui sont celles du milieu naturel, des réactions photiques d'évitement telles que la Rétroprogression en effet, les ommatidies antérieures, ainsi que la région ventrale (qui constituent les photorécepteurs les plus fortement éclairés) dans un milieu homogène du point de vue lumineux) sont tournées vers le bas, c'est-à-dire dans une direction oppo-

sée à celle de la lumière. Cette orientation est indépendante de la position (toujours verticale cependant en raison du sens statique) du plan sagittal. Il est donc évident qu'en pareil cas, la lumière ne peut déterminer, par voie de réflexe d'évitement, une orientation axiale précise des animaux testés. Comme d'autre part, l'impulsion photocinètique n'est jamais très forte, en raison de son inhibition partielle par la pesanteur, puisqu'elle s'exerce dans une direction ascendante, il est facile de comprendre que les animaux ne peuvent guère se déplacer que selon des trajectoires très sinueuses. C'est évidemment ce qui se produit. Ce que nous venons de voir permet d'affirmer que le réflexe photodorsal et le sens statique s'actualisent pleinement dans le cas où les conditions de la photo-excitation sont semblables aux conditions naturelles, sans qu'il y ait inhibition de l'un par l'autre.

Pourtant, si, dans de telles conditions, les deux réflexes (photodorsal et sens statique) s'exercent conjointement, celui-ci n'en est pas pour autant conditionné par le premier, comme l'a écrit Von BUDDENBROCK ; en outre le "Lichtrückenreflex" n'a aucun effet d'orientation "sui generis" sur l'animal. Dans le cas d'une lumière horizontale, le réflexe photodorsal ne contrarie pas, à proprement parler, le sens statique, mais il peut l'amener à s'actualiser dans un mode inhabituel (Rétroprogression), plus difficile à observer que les autres modes de progression. Ce réflexe postural peut faciliter le comportement taxique des adultes.

Enfin, dans le cas où la lumière excitatrice est ascendante, dans une direction presque verticale, le sens statique et le réflexe photodorsal sont antagonistes l'un par rapport à l'autre. C'est ce qui explique le comportement désordonné de certains animaux testés, et notamment leurs mouvements de manège. Dans des conditions normales, le réflexe photodorsal parvient à s'actualiser pleinement au bout d'un temps plus ou moins long, au détriment du sens statique ; autrement dit il est "dominant" par rapport à ce dernier. Ce n'est que dans le cas où certaines conditions d'inhibition nettement accusées se trouvent réunies que leurs tendances antagonistes semblent devoir s'équilibrer.

b)Comportement des jeunes animaux.

Nous avons observé de petites Daphnies ; elles ne se déplacent guère qu'en progression normale, ou plutôt en nage normale (c'est-à-dire la face ventrale tournée vers le bas) selon des trajectoires assez sinueuses. On avait déjà remarqué qu'elles étaient plus "positives" que les adultes ; autrement dit, elles manifestaient des phases positives plus rapides et plus vives.) Leur vitesse de progression se concilie très bien avec le fait qu'elles sont toujours en nage normale ou en progression normale ; leurs trajectoires sont en général désordonnées.

c)CONCLUSION.

Le réflexe photodorsal ne s'actualise vraîment que dans le cadre d'un réflexe plus général qu'il conviendrait d'appeler "Réflexe de symètrie" et qui tend à ramener ou à maintenir le plan sagittal dans la direction de la source ponctuelle excitatrice. Ce réflexe est à la base même de la "loi des excitations symètriques" formulée par Von SACHS (1887) pour les plantes, et appliquée par LOEB et par VIAUD (1938) à des formes animales non-fixées. Il convient de souligner toutefois que seuls les adultes le manifestent, dans l'espèce Daphnia pulex. Il est absent chez les individus énucléés, comme SCHULZ (1928) l'a démontré, ce qui

prouve qu'il est lié : a)au gradient d'excitabilité antéro-postérieure - b)au caractère symètrique par rapport au plan sagittal de l'excitabilité des ommatidies de l'œil composé.

6° - Rôle important des processus d'adaptation et de désadaptation à la lumière au cours de la photocinèse.

a)Cas d'animaux adaptés à une lumière du jour normale.

Au cours de notre première série d'expériences destinées à étudier la variation de la capacité photopathique après stabilisation statistique de l'échantillonage, en fonction de la densité de l'éclairement d'excitation, nous avons remarqué quelques irrégularités dans les résultats, se traduisant par des "dents de scie" du diagramme représentatif. Il faut dire que nous avi ons choisi 8 valeurs différentes d'éclairement entre 1000 et 5000 lux, s'échelonnant, grosso modo, en progression arithmètique. Or nous savons que les réponses des animaux suivent à peu près la loi de WEBER-FECHNER et se situent dans le même ordre de grandeur que les logarithmes des éclairements d'excitation. C'est la raison pour laquelle nous avons, au cours d'une autre série d'expériences, choisi des intervalles d'éclairement plus espacés . Les résultats sont tout-à-fait nets et ils montrent bien qu'il y a décroissance monotone de la capacité photopathique après stabilisation, lorsqu'il y a croissance des éclairements expérimentaux à l'entrée de la cuve. Ce résultat met nettement en évidence le rôle du gradient d'absorption de l'eau (densité optique) même en milieu aquatique pur. D'une manière générale, les Daphnies qui composent l'échantillonnage soumis à l'expérience se stabilisent en fin d'expérience dans une position d'autant plus proche de la lumière, que l'éclairement excitant est plus faible, et cela malgré l'effet de masse qui est nettement antagoniste. Ce que nous avons appelé l'activité est une grandeur qui ne s'exprime pas par la mesure du travail mécanique fourni par nos animaux au cours de leurs déplacements ; c'est seulement une grandeur symbolique dont les variations se situent très probablement dans le même sens que les variations du travail fourni (ou activité réelle), d'après la définition que nous avons donnée.

Comme on le voit, dans les limites d'éclairement considérées, l'activité de nos animaux semble se situer dans le même ordre de grandeur que l'intensité de l'éclairement de la lumière excitatrice. Nous avons pu observer que pour de faibles éclairements, un échantillonnage donné se déplace plus lentement que pour des éclairements moyens et comporte une plus forte proportion de Daphnies monotones. Il eut été intéressant de noter l'activité d'une population pour des éclairements de l'ordre de ceux que l'on observe dans la Nature, en plein jour, c'est-à-dire pour de forts éclairements. Malheureusement nous n'avons pu procéder à de telles observations, faute d'appareillage adéquat. Théoriquement, il eût été possible d'observer les phénomènes manifestés en lumière solaire en utilisant un appareil appelé Héliostat, ayant comme propriété de réfléchir les rayons du Soleil dans une direction constante, quelle que soit la position de l'astre dans le ciel. Cependant, dans la pratique, étant donné la nécessité d'opérer en chambre noire, une disposition tout-à-fait spéciale des locaux et une installation ad hoc eussent été indispensables, que nous n'avons pu obtenir.

En outre, nous voyons que l'amplitude des phases tend à diminuer lorsque diminue l'intensité de la lumière excitatrice. VIAUD étudiant les vitesses photocinètiques

de Daphnia pulex en fonction de l'intensité lumineuse, pour des éclairements compris entre 50 et 2450 lux, remarqua que la correspondance était logarithmique (loi de WEBER-FECHNER) au moins approximativement. Notre protocole expérimental étant ici manifestement trop schématique pour permettre des évaluations quantitatives de ce genre, nous pouvons seulement dire que nos animaux ont manifesté une "activité", autrement dit une amplitude moyenne de parcours variant de façon monotone et dans le même ordre de grandeur que les éclairements de la lumière excitatrice (compris entre 1300 lux et 5274 lux) ; ces résultats confirment donc dans une certaine mesure et complètent à la fois ceux de VIAUD. Il est évident toutefois qu'une telle remarque n'est pas valable pour tous les éclairements possibles.

Quand on pense qu'un plan perpendiculaire à la direction des rayons solaires reçoit, dans les conditions normales, un éclairement de l'ordre de 103.000 lux, et que les Daphnies vivant dans la Nature peuvent parfaitement s'adapter à des éclairements de ce genre, ou de cet ordre de grandeur, (compte tenu bien entendu de l'absorption lumineuse par milieu aquatique) on doit se rendre compte alors de la difficulté qu'on peut éprouver à réaliser de tels éclairements en laboratoire, dans des conditions analogues aux notres, c'est-à-dire en lumière parallèle.

Enfin on est fondé à supposer que lorsqu'on se rapproche des conditions naturelles, le rôle croissant de l'inhibition doit faire apparaitre des phénomènes donnant lieu à des interprétations bien différentes des précédentes.

b)Etude du comportement d'individus préalablement désadaptés.

Lorsqu'on introduit dans la partie distale de notre cuve quelques individus ayant subi une longue obscuration, on remarque, entre autres, que le nombre de réactions motrices en forme de "boucles", presqu'inexistantes avec le filtre le plus absorbant, est nettement plus élevé lorsqu'il n'y a pas de filtres. Ces réactions anormales tendent très vite à disparaitre dès le début. Au bout d'une dizaine de minutes s'établit le processus d'adaptation à la lumière avec progression vers celle-ci. Il est normal de penser qu'il est plus rapide lorsque les animaux subissent une photo-excitation plus intense ; c'est précisément ce qui se produit dans les cas considérés. Examinons en effet dans notre tableau les valeurs des indices de photopositivité correspondant à la 21ème minute. Nous constatons que la situation est inversée par rapport à la 6ème minute, autrement dit, les indices sont exactement dans le même ordre de grandeur que les éclairements d'excitation. Or cette 21ème minute est approximativement l'instant correspondant au maximum de la moyenne des indices pour les quatre éclairements expérimentaux et aussi au second maximum de l'écart médian calculé à l'instant considéré, sur la base des valeurs d'indice correspondant aux divers éclairements considérés.

A partir de la 21ème minute, qui est une valeur critique pour la photopositivité, l'effet de masse, en raison de la concentration des animaux près de la paroi proximale, commence à s'actualiser ; autrement dit la photopositivité diminue quelque peu par suite d'une lente désadaptation à la lumière.

Les impulsions photocinètiques sont donc fugaces, récessives par rapport aux effets de masse, et d'ailleurs ne s'actualisent que dans la mesure où elles ne sont pas contrariées par d'autres forces antagonistes. On a vu qu'entre l'instant initial et la

6ème minute, l'effet de masse qui tendait à rendre la population plus positive, s'actualise complètement, en dépit de tendances photophobiques initiales. A la 6ème minute, alors que le processus d'adaptation est encore à peine entamé, les indices se situent dans l'ordre inverse des éclairements d'excitation. De plus, notre échantillonnage a atteint un indice supérieur à 2 (valeur indiciaire correspondant à un effet de masse nul ou à l'équirépartition des animaux dans la cuve) ce qui signifie qu'à la 6ème minute déjà, elle commence à subir un effet de masse inverse, qui tend à la rendre moins "positive". Toutefois l'indice de photopositivité ne cessera de croître jusqu'à la 21ème minute, en raison de la vitesse acquise et aussi en raison du processus d'adaptation à la lumière, qui, indépendamment de tout effet de masse, s'accompagne d'une photocinèse positive. On peut dire qu'un tel processus d'adaptation est inhibé complètement à la 21ème minute, puisqu'un effet de masse inverse du précédent commence à s'actualiser et à rendre la population moins positive. Il se produit alors un phénomène de désadaptation, mais un tel processus est très lent, puisque l'indice relatif moyen s'abaisse seulement de 7/1000 en 9 minutes alors que le processus d'adaptation avait permis à la population, en 6 minutes, d'élever de 1,49 son indice relatif. Cette remarque est d'ailleurs en accord avec ce que nous avons pu observer en d'autres conditions expérimentales.

Si nous examinons maintenant les variations de l'écart médian, nous constatons qu'il tend à s'annuler lorsqu'il s'approche de la stabilisation en fin d'expérience, en dépit de quelques irrégularités. Relativement important à la 6ème minute, puisqu'il dépasse 6,6%, il n'est de l'ordre de 0,8% à la 30ème minute, ce qui signifie qu'il y a convergence des indices relatifs apparents de photopositivité des différents échantillonnages, correspondant chacun à un éclairement donné.

Autrement dit, la répartition statistique des animaux dans la cuve tend vers une limite indépendante de la valeur de l'éclairement d'excitation.

Nous remarquons en outre que cette convergence apparait bien plus nettement que dans le cas précédent où nous avons utilisé des animaux adaptés à la lumière du jour, malgré une disparité plus grande des indices à la 6ème minute.

Ceci confirme d'ailleurs ce que nous avons dit sur le processus d'adaptation à une intensité donnée, bien plus rapide que le processus inverse de désadaptation pris entre les mêmes limites. C'est à la lenteur de celui-ci que nous pouvons attribuer la lenteur de la convergence dans le cas précédent ; mais c'est aussi grâce à elle que nous avons pu mettre en évidence la loi des progressions des indices en fin d'expérience, en fonction de la décroissance de l'éclairement d'excitation. Cet intéressant phénomène, observé précédemment, a pu être quelque peu atténué par ce processus de désadaptation, bien qu'il soit encore très net.

Pour donner une idée de la disproportion dans la durée de ces 2 processus, il suffit de rappeler que des Daphnies adaptées à une lumière du jour normale ne peuvent être considérées comme désadaptées qu'après plus de trois jours d'obscuration totale, alors que si l'on effectue l'opération inverse, l'adaptation à la lumière du jour et au même éclairement que le précédent peut être considérée comme effective après une heure environ. C'est probablement ce qui explique pourquoi, au cours de l'étude du rythme nycthéméral, la durée de latence observée le matin est incomparablement plus courte que celle que l'on a remarqué le soir.

Nous avons étudié enfin le comportement en période d'adaptation avec éclairements d'excitation différents, réalisés au moyen de filtres neutres. Le fait que les résultats que nous avons obtenus au cours de cette expérimentation soient à rebours des précédents n'est pas pour nous surprendre. Dans le premier cas, pour des animaux adaptés à la lumière du jour, les phénomènes de comportement sont liés à un très lent processus de désadaptation, mais qui est d'autant moins lent que l'éclairement expérimental d'excitation est plus faible, tandis que dans le second cas, lorsqu'on opère avec des animaux suffisamment obscurés, le comportement photocinètique est intimément lié à un processus d'adaptation sensorielle d'autant plus rapide que l'éclairement d'excitation est plus grand. Tout s'est donc passé comme si l'intensité du polyphasisme des animaux testés était liée, en même temps que leur activité, à la plus faible variation brusque d'éclairement à l'origine de chaque expérience. Il n'y a pas là lien étroit de cause à effet ; il s'agit plutôt d'une coïncidence due aux conditions singulières dans lesquelles nous avons opéré. Si en effet, nous avions utilisé, dans un cas comme dans l'autre, des éclairements bien plus intenses, c'est la constatation inverse que nous eussions faite sans doute, et qu'il eût été assez aisé d'expliquer. Il suffit de se rappeler seulement que c'est pour des éclairements moyens que l'activité et la vitesse photocinètique croissent dans le même sens que l'intensité d'éclairement, et que, dès qu'on approche de la valeur de l'éclairement solaire, en raison de l'inhibition qui à ce moment-là joue un rôle primordial, la vitesse décroît en même temps que croît l'éclairement et s'annule même dès que ce dernier a atteint la valeur correspondant au "point de neutralité photocinètique". Rappelons qu'en raison de difficultés expérimentales, nous n'avons pu faire d'études systèmatiques pour les éclairements élevés, mais il est logique de penser qu'il existe une valeur critique d'éclairement pour laquelle la vitesse photocinètique des Daphnies passe par un maximum

c) CONCLUSION -

Nous avons ainsi établi qu'une population de Daphnies atteint, au bout d'un temps plus ou moins long, un certain équilibre statistique, indépendant de la répartition statistique initiale dans la cuve. Nous sommes donc amené à conclure qu'un tel équilibre est indépendant du chemin choisi antérieurement par la population, ainsi que de sa vitesse photocinètique moyenne, ou de l'amplitude des phases, c'est-à-dire de la photocinèse qui l'a précédé. Autrement dit, la photocinèse de Daphnia pulex est caractérisée par la recherche d'un éclairement auquel l'animal était adapté lors de son admission dans la cuve. Ce qui nous fait accepter cette manière de voir, c'est qu'un échantillonnage se stabilise à une position d'autant plus proche de l'extrémité la plus claire que l'éclairement est plus faible. En outre, nous avons pu, en dépit des difficultés expérimentales invoquées plus haut, réaliser de très forts éclairements à l'entrée, comparables à ceux de la lumière solaire au cours d'une journée normale. Précisons à ce sujet que cela n'a été possible qu'en lumière divergente et dans une zone de dimensions très restreintes de la cuve (de l'ordre de 4 à 5 cms de longueur, pour fixer les idées) (1)

---

(1) Dans un ordre d'idées analogue, nous avons réalisé l'expérience suivante : nous avons placé une lampe de grande puissance (750 w) à proximité immédiate de la paroi proximale, de manière à avoir un éclairement à l'entrée supérieur à 100.000 lux (éclairement maximum de la lumière solaire). Nous avons ensuite amené dans la région proximale de notre cuve oblongue un animal adapté à la lumière du jour, et nous avons observé qu'il manifestait aussitôt une réaction d'éloignement très rapide, sous la forme d'une trajectoire rectiligne. Lorsque nous avons essayé d'empêcher cette réaction en introduisant dans la région proximale une plaque de verre carrée, l'animal, après avoir heurté cette plaque, était en proie à une agitation très vive sous forme de mouvements en "boucles" ou "loopings". Cette expérience prouve qu'il s'agissait bien en l'occurence d'une photopathie vraie ; elle prouve également que l'animal testé recherche une région d'adaptation "optimale" (point de neutralité photocinétique).

Avec un tel dispositif il eût été vain de procéder à des évaluations quantitatives, de même type que celles auxquelles nous avons procédé habituellement.

Nous avons pu nous rendre compte toutefois que les animaux, après avoir atteint un équilibre statique, étaient d'autant plus éloignés de la section proximale que l'éclairement de cette face était plus élevé. Il est facile de faire varier de façon continue un tel éclairement, qui est, comme on le sait, en raison inverse du carré de la distance. Toutefois il y a lieu de noter que l'équilibre statistique obtenu en lumière parallèle avec des éclairements de valeur moyenne n'était que très relatif ; il ne pouvait être considéré comme équilibre que dans la mesure où l'on pouvait négliger la vitesse de variation des indices de photopositivité au bout de 40 à 50 minutes. Nous avons vu en effet que cette vitesse, en général, n'est pas nulle, mais qu'elle est d'autant plus faible que la densité de population dans la cuve est moins élevée. VIAUD a montré que dans une tube étroit à forte densité de population l'échantillonnage testé tendait, au bout de 2 h 30 en moyenne (en raison de l'effet de masse considérable) à une répartition homogène au sein de la cuve, et cela quelle que soit la valeur de l'éclairement (à condition toutefois que ce dernier demeure dans les limites d'adaptation sensorielle de l'animal, ce qui est très facile à réaliser avec l'espèce considérée.)

Ceci revient à dire que, dans une cuve étroite, l'effet de masse inhibe complètement, au bout d'un temps suffisamment long, l'impulsion photocinètique. Celle-ci n'a rien d'absolu, puisque, lorsque l'actualisation en est empêchée, il y a adaptation ou désadaptation sensorielle progressive. Au bout de plusieurs heures de séjour dans la cuve, on peut considérer comme nulle l'impulsion photocinètique qui sollicite les animaux vers la paroi proximale, à en juger par la répartition des animaux, alors que d'autre part ces animaux peuvent s'adapter à un éclairement bien plus fort. Cette impulsion photocinètique arrive donc à s'annuler, quelle que soit la valeur de l'éclairement à l'entrée.

Nous avons vu, en outre, que le polyphasisme est moins accusé dans les faibles éclairements que dans les éclairements moyens ; on tend vers une phototaxie monotone générale pour des éclairements très faibles. L'activité d'une population est en relation directe avec l'amplitude moyenne des phases et avec la vitesse des animaux. Les phototaxies monotones sont associées, dans notre cuve oblongue tout au moins, aux vitesses photocinétiques les plus lentes.

On observe des phénomènes inverses pour des animaux préalablement désadaptés à la lumière. Des phototaxies monotones sont observées, avec les éclairements les plus élevés, qui sont des éclairements moyens, tandis que les comportements les plus polyphasiques, les plus actifs sont provoqués par les éclairements les plus faibles. Il semble toutefois que ces résultats ne soient valables que dans le cadre du protocole expérimental que nous avons suivi.

Il semble aussi que, dans un cas comme dans l'autre, les réactions déclenchées par la lumière ne soient que des réactions de sensibilité différentielle, comme le confirment d'autres recherches effectuées dans le cadre de ce travail.

7° - Rôle déterminant des parois transversales dans le déclenchement du polyphasysme.

Notre tube de Viaud muni d'une pompe a permis d'éliminer l'influence de la densité optique ainsi que le rôle des parois transversales ; cependant l'influence

des parois longitudinales subsiste. On a pu voir antérieurement que dans notre cuve oblongue, la paroi transversale proximale joue un rôle primordial dans le déclenchement des "phases". Pour isoler l'influence du gradient, la seule solution consiste à faire réapparaitre provisoirement le rôle de la paroi proximale dans une cuve sans gradient ; c'est pratiquement impossible avec le tube de Viaud, mais facilement réalisable avec la cuve-canal, puisqu'elle permet le déplacement réel de l'animal par rapport au milieu ambiant (il suffit d'interposer sur le trajet de l'individu testé une lame de verre transversale fixe.) Les phénomènes observés sont qualitativement semblables à ceux que l'on a pu observer dans notre cuve oblongue, mais en différent cependant par une amplitude de phases sensiblement plus grande, ce qui démontre que la paroi proximale joue un rôle déterminant dans le déclenchement du polyphasisme, mais que le gradient a pour effet de diminuer l'amplitude des phases. Nous avons pu mettre en évidence ce phénomène au cours de notre expérience de la densité optique modifiée par incorporation d'encre de Chine dans le milieu aquatique. Nous pouvons le considérer comme certain puisqu'il ressort de deux protocoles expérimentaux nettement différents. Lorsqu'on essaie, en actionnant légèrement la pompe de déplacer de quelques centimètres l'animal en état de photostationnement, il tend aussitôt à revenir à sa position initiale par photocinèse. Il importe toutefois que son éloignement brusque ne soit pas d'une amplitude trop grande.

Tout se passe donc comme si ce point de stabilisation était un "preferendum", un "point de neutralité photocinètique" ; ce "point" exprime très commodément une double réalité : une réalité arithmétique qui n'est autre que l'intensité critique d'éclairement qui s'exprime par la grandeur scalaire bien définie du flux lumineux en un certain point du tube. Il se trouve que cette grandeur, en raison du gradient dû à l'absorption lumineuse dans le tube, est liée à une réalité géomètrique, c'est-à-dire à un point d'une génératrice quelconque du tube cylindrique, dans la mesure où ce preferendum est compris entre les limites d'éclairement dans le tube.

Pour des individus bien adaptés à une assez forte lumière, le point de neutralité photocinètique est nettement supérieur à la valeur du flux en ω (centre du tube expérimental) ; autrement dit, il se trouve entre la source et ω, assez loin de ω, et même virtuellement en dehors du tube. L'impulsion photocinètique est assez forte pour que la "rectitude de marche" soit voisine de l'unité, ce qui restreint l'influence des parois sur l'animal.

Au contraire, pour des individus peu adaptés ou désadaptés à toute lumière, le point de neutralité photocinètique est assez bas, mais s'élève graduellement pour tendre asymptotiquement vers un maximum : la courbe représentative donnant les différentes valeurs de photopositivité en fonction du temps serait assez semblable aux courbes d'adaptation, et de même nature qu'elles. Géomètriquement, le point de neutralité photocinètique situé virtuellement hors du tube "glisse" de la partie coudée C, en direction du disque, en vertu du processus d'adaptation. Cependant, pour un individu faiblement adapté ou désadapté à toute lumière, que l'on amène brusquement en face du trait de repère, les phénomènes ne sont pas symètriques de ceux qu'on observe en phase positive monotone indéfinie chez des individus bien adaptés. On remarque en effet de vifs mouvements "en boucles" qui,

comme on l'a vu, contribuent à accélérer le processus d'adaptation. Ces boucles sont de deux centimètres de diamètre environ et ne semblent pas grandement perturbées par la paroi longitudinale du tube. Par conséquent, dans un tube de Viaud, aussi bien que dans une cuve à fond plat et large, il n'existe pas de phototaxie négative monotone, que l'on opère avec un éclairement moyen ou avec un éclairement faible. Cela tient au caractère essentiellement fugace des réactions photonégatives. Il eut été intéressant d'opérer avec un éclairement très élevé, supérieur à l'éclairement maximum d'adaptation (qui doit se situer sans doute autour de 103.000 lux). La très grande difficulté d'obtenir des éclairements élevés en lumière parallèle nous a fait renoncer à ce genre d'expérimentation.

Lorsque le point de neutralité photocinètique d'un individu est inférieur au flux lumineux que reçoit ce dernier, il se produit une réaction axiale photodorsale d'évitement, mais il peut se produire également des mouvements en boucle désordonnés, qui ont pour effet de provoquer une adaptation relativement rapide des ommatidies antérieures (les plus fortement excitées) et aussi du système nerveux central. Lorsqu'après ces mouvements en boucle, les ommatidies ainsi que le ganglion cérébroïde se trouveront placés dans la pénombre et seront ainsi soumis à un éclairement inférieur à l'éclairement d'adaptation, il se produira chez l'animal une tendance photopositive qui s'actualisera lorsque les ommatidies postérieures seront adaptées. C'est donc qualitativement le même processus que dans notre cuve oblongue. En phototaxie positive très nette, l'orientation axiale ne subit que de faibles variations angulaires, aussi longtemps que cette phototaxie se maintient.

On a pu voir lors de notre expérience avec le tube de Viaud que le polyphasisme subsistait en période d'adaptation, au moins pendant les premières minutes de l'expérience.

Nous avons observé les jeunes animaux et nous avons remarqué qu'ils progressaient vers la lumière ou la fuyaient selon des parcours extrêmement sinueux ; ce n'est que chez les adultes que nous avons constaté des parcours rectilignes. Cette particularité ne caractérise pas la seule espèce Daphnia pulex, puisque RICHARD a pu constater, en étudiant l'espèce Calotermes flavicolis, que l'indice de rectitude croissait avec l'âge des individus chez les larves. Il explique ce comportement en émettant l'hypothèse selon laquelle le développement des yeux composés des jeunes individus est insuffisant pour permettre une vision distincte. Cette hypothèse pourrait, à priori, être appliquée aux Daphnies, avec lesquelles nous avons fait des constatations analogues.

Rôle de l'effet de masse.

Notre expérience comparative dans les deux tubes de Viaud de sections différentes montre que l'effet de masse est d'autant plus important que la densité de population dans une cuve ou un tube est plus élevée et qu'enfin l'action de l'effet de masse est activée par une excitation photique. En outre, elle prouverait, s'il en était besoin, que les phénomènes polyphasiques notés par VIAUD dans ses tubes étroits ne sont pas occasionnés par la seule excitation photique. Dans le cas de fortes densités statistiques, l'effet de masse ajoute son action à celle des parois et tout spécialement à celle de la paroi transversale proximale, dont nous avons vu par ailleurs le rôle essentiel dans le déclenchement du polyphasisme d'individus

placés dans une cuve large. En outre, les résultats obtenus dans cette dernière expérience ne font que souligner un fait qui a été mis en évidence en 1920 par BOHN et DRZEWINA à savoir que les effets des agents physiques et chimiques dépendent du rapport de la masse des organismes à la masse du liquide environnant. L'effet de masse ne constitue d'ailleurs qu'un aspect du problème auquel songeait BOHN, l'aspect spatial, car il y a aussi l'aspect temporel signalé par ce dernier auteur, à savoir la Métabolisation, c'est-à-dire la modification importante du rapport C02/02 qui tend à augmenter considérablement, surtout pour des densités statistiques importantes. L'effet de cette modification qui équivaut à une baisse du pH ou, ce qui revient au même, à l'acidification du milieu aquatique, équivaut à l'action des acides ou autres substances sensibilisatrices, laquelle fut étudiée par LOEB.

CONCLUSION -

La présente étude avait pour but de faire apparaitre les phénomènes photocinètiques sous leur vrai jour, dans toute leur pureté, en réalisant le maximum de simplicité dans les stimuli.

Il était souhaitable d'éliminer à la fois le rôle des parois et celui du gradient d'intensité ; c'est ce que nous avons fait intégralement avec la cuve-canal.

Il semble que l'absence de gradient ait pour effet d'accentuer l'amplitude des phases en période d'adaptation et leur durée. Nous savons, en effet, qu'en pareil cas, les animaux placés dans la cuve oblongue manifestent, indépendamment des boucles, des phases négatives de courte durée et de faible amplitude (de l'ordre de 10 à 15 cms au maximum.) Avec le dispositif expérimental actuel il était difficile de déterminer l'amplitude des phases : un débitmètre eut été nécessaire. Il est facile de se rendre compte que, même en phase négative, la vitesse de l'animal se situe dans le même ordre de grandeur que celle qu'il manifeste dans des conditions habituelles (de l'ordre de 1 cm à 1,5 cms) ; Il suffit pour s'en convaincre, d'observer la direction, presqu'à l'horizontale, de l'axe longitudinal. La durée de ces phases négatives semble être aussi plus grande que dans le cas du tube de Viaud avec courant d'eau, puisqu'elle est de 2 minutes, au moins, pour les plus brèves, c'est-à-dire pour les dernières.

Cette comparaison de deux protocoles expérimentaux est particulièrement significative dans le cas d'individus en état d'adaptation progressive, car elle met bien en évidence le rôle du gradient lumineux attendu que dans la cuve oblongue l'animal n'a aucun point de contact avec la paroi proximale. Il n'en est pas de même, comme on l'a vu, dans le cas d'animaux adaptés au préalable à la lumière. Les résultats que nous avons obtenus avec la cuve-canal sont, qualitativement, semblables à ceux que nous avons obtenus avec le dispositif avec pompe : phototaxie positive monotone pour les individus antérieurement adaptés à la lumière du jour ; phototaxie polyphasique suivie d'un comportement photopositif monotone pour les animaux préalablement obscurés. Ce nouveau dispositif a sur le précédent, l'avantage de permettre la mesure de l'amplitude des phases, et aussi celui d'éliminer l'influence des parois latérales. Il semble bien que celle-ci soit très minime ; sans doute doit-elle provoquer quelque peu l'allongement en durée et en amplitude des phases.

REMARQUE.- Il est à souligner que l'absence de gradient longitudinal a pour effet d'accroitre considérablement l'amplitude des phases en période d'adaptation et, par voie de conséquence, la dispersion des chemins parcourus par les différents animaux dans un même laps de temps. Dans un milieu aquatique où le gradient dû à la densité optique de l'eau exerce son action, la dispersion, c'est-à-dire en fin de compte, l'écart médian, est nettement moindre.

L'utilité de ce double protocole expérimental servant à réaliser pour des cas individuels un champ lumineux sans gradient d'intensité est la suivante : d'autre part, on constate que le comportement individuel des adultes ne peut être que faiblement perturbé par les parois longitudinales, puisqu'on obtient à peu près les mêmes résultats dans les deux cas ; en outre, les stimulations de nature mécanique occasionnées par le courant d'eau, dans le premier cas, ne peuvent être qu'insignifiantes.

Nous avons vu, par contre, dans l'analyse du comportement des populations dans les tubes de Viaud, que l'effet de masse est d'autant plus considérable que ces populations sont plus nombreuses et plus denses. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle nous avons, dans la plupart des cas, utilisé, non pas des tubes étroits, mais des cuves larges et à fond plat pour des études de comportement à l'échelle molaire. L'effet de masse peut encore s'y faire sentir, mais pas de façon suffisante pour altérer l'allure générale des phénomènes.

8° - Liens étroits entre la valeur du stimulus-signe et le milieu écologique antérieur.

Nombreux furent les auteurs qui soutinrent que le gradient d'intensité lumineuse n'a aucune influence sur le comportement photocinètique et que, de ce fait, la photocinèse est dépourvue de caractère adaptatif. Certains d'entre eux, tel REAUMUR, remarquèrent que les Phalènes et les Ephémères venaient se brûler les ailes dans les flammes d'une lampe et en conclurent un peu rapidement que le "phototropisme" n'a absolument aucune utilité pour l'animal qui le manifeste et que de ce fait, il est dépourvu de tout caractère adaptatif. Par suite, LOEB (1900) réalisa un dispositif expérimental tel qu'une progression de l'animal testé (orthesia chrysorrhea) vers la lumière s'associait immanquablement à une diminution de l'éclairement reçu par ce dernier. Ce dispositif consistait en un tube cylindrique contenant les chenilles expérimentées, orienté, dans le sens de la longueur, vers une fenêtre recevant la lumière du jour en oblique et ne laissant passer à la partie inférieure qu'un flux lumineux inférieur en intensité au flux traversant la partie supérieure. Celui-ci éclairait la partie du tube la plus éloignée de la fenêtre, tandis qu'un flux de lumière diffuse et atténuée venait éclairer la partie la plus proche de la fenêtre, c'est-à-dire en fin de compte la partie du tube la moins éclairée. Dans une expérience plus récente et aussi plus significative dont nous avons parlé, SPOONER (1933) introduisit des animaux planctoniques dans une cuve parallélipipédique transparente, remplie d'eau, et soumise à un flux lumineux convergent. Il en tira les mêmes conclusions que LOEB à savoir que les réactions "phototropiques" étaient des réactions forcées de type non-adaptatif. De telles conclusions sont, en fait, bien hâtives ainsi qu'on pourra s'en rendre compte par la suite.

Nous devons considérer en effet que l'animal dans son milieu naturel n'est soumis qu'à des flux lumineux parallèles (en provenance des astres et, d'une manière générale, de sources ponctuelles situées à l'infini) ou, la plupart du temps, à de la lumière diffuse. Les gradients lumineux de la Nature trouvent une expression mathématique dans la loi de Berr-Lambert, selon laquelle l'absorption lumineuse est fonction exponentielle de l'épaisseur traversée à condition que la densité optique du milieu soit constante ($\text{Log } I_o/I_e = ke$), e étant l'épaisseur traversée, I_o étant l'intensité de l'éclairement à l'entrée de la cuve et I_e son homologue lorsque le flux a traversé l'épaisseur e du milieu ; k est une contante proportionnelle à la densité optique du milieu considéré.

Cette loi quantitative, qui n'est vraie qu'approximativement, est la plus simple qui soit, et c'est à elle qu'obéit l'éclairement reçu par un animal qui se dirige vers la lumière. Celui-ci est adapté aux conditions du milieu ambiant, en ce sens que pour lui une progression vers la source lumineuse est associée à une augmentation de l'éclairement. En admettant donc que l'animal "recherche" une intensité lumineuse "optima" on peut dire qu'une source lumineuse joue le rôle de stimulus-signe, ce aui déclenche inévitablement une progression de l'animal vers ce stimulus si l'éclairement qu'il reçoit est inférieur à l'éclairement critique (point de neutralité photocinètique) et au contraire une réaction d'éloignement si l'éclairement reçu à l'instant initial est supérieur au "photopreferendum".

Nous pouvons affirmer que les observations de REAUMUR n'autorisaient nullement ce dernier à conclure au caractère non-adaptatif des "phototropismes".

La proximité d'une source lumineuse assez intense à proximité d'un animal est telle que celui-ci se trouve exceptionnellement dans un flux lumineux divergent et non plus parallèle. L'animal, certes, ne peut percevoir la divergence du flux en tant que telle, s'il demeure immobile, mais qu'il se déplace en direction de la source ou en sens opposé, il perçoit cette divergence comme un gradient d'éclairement d'une nature tout-à-fait différente de celle du gradient dû à l'absorption en milieu homogène, attendu que les lois mathématiques correspondant à ces gradients ne sont pas du tout les mêmes, (V. Appendice). Un tel agencement constitue donc un piège pour l'animal observé. Celui-ci en effet, attiré vers la lumière, va se trouver dans un éclairement croissant de manière bien plus rapide et selon une toute autre loi mathématique que celui qui obéit à la loi de Berr-Lambert dans un flux parallèle.

Il faut considérer que, pour un animal progressant en ligne droite vers une source, l'accroissement d'éclairement reçu est, non seulement fonction de la densité optique du milieu et de l'épaisseur traversée de ce milieu, mais aussi fonction de l'inverse du carré de la distance. Il en résulte que l'animal observé, adapté aux conditions du milieu naturel, se comporte comme si celui-ci avait un gradient lumineux de faible croissance, et va, en fin de compte, entrer en contact avec la source lumineuse ; il heurtera le verre d'une lampe électrique ou se brulera les ailes s'il s'agit d'un papillon attiré par la flamme. Dans la Nature, les sources lumineuses à flux divergent sont rares, et dans la mesure où il peut s'en présenter une il s'agit d'une source artificielle, c'est-à-dire créée par l'Homme et placée à petite distance. De cette situation résulte le caractère de "piège" pour l'animal observé. En ce qui concerne les expériences précitées de LOEB et de SPOONER,

on peut dire que le même raisonnement s'applique de manière encore plus nette, car les dispositifs expérimentaux réalisés par ces auteurs jouaient, bien plus nettement encore que la lampe à l'égard du papillon, un rôle de "pièges". En effet les Phalènes et les Ephémères attirés par la lumière d'une source artificielle, sont soumis à un gradient lumineux croissant en raison directe du chemin parcouru vers cette source, au même titre (sinon selon la même loi mathématique) que ceux qu'on retrouve habituellement en lumière parallèle dans la Nature. Au contraire LOEB et SPOONER réalisèrent des dispositifs présentant avec le milieu naturel des différences bien plus marquées, puisqu'ils associérent à toute progression vers une source lumineuse une diminution de l'éclairement reçu. Pour étayer cette théorie, autrement dit, pour prouver que de tels dispositifs sont bien des "pièges", il faut établir qu'il y a "conditionnement" par le milieu écologique, des individus testés. Notre expérience a permis de démontrer qu'on peut créer, dans les conditions expérimentales réalisées par les auteurs précédents, un "conditionnement" inverse, tendant à annuler le précédent, et pouvant être assimilé à un apprentissage "par essais et erreurs" de l'animal. Certes, comme nous l'avons vu, il est difficile d'atteindre ce but de prime abord ; il apparait malaisé en effet de "conditionner" rapidement des animaux aussi peu élevés dans l'échelle phylogénique que le sont les Daphnies. Nous pouvons dire toutefois que nous sommes parvenu en ce domaine à quelques résultats intéressants.

Reprenons l'expérience de SPOONER prolongée : la partie accélérée du mouvement de fuite des individus qui quittent la paroi proximale vers la région focale à l'intérieur du cône, est une véritable phase photonégative, une photopathie vraie. En effet, si l'on admet, comme on pourrait l'admettre en lumière parallèle, qu'une phase négative ne se déclenche que lorsque le niveau d'adaptation des photorécepteurs est voisin de l'éclairement au voisinage de la paroi proximale, il est normal de penser que l'éloignement de l'animal a pour effet d'amener celui-ci à une position (à l'intérieur du faisceau lumineux) où l'éclairement reçu est supérieur à celui enrégistré à l'entrée de la cuve, c'est-à-dire supérieur au niveau d'adaptation de l'animal à l'instant considéré. C'est ainsi qu'une excitation photique supplémentaire accélère le mouvement par rapport à la paroi proximale, et qu'un simple mouvement de hasard au départ se transforme en une photopathie véritable. De telles photopathies, si on les considère dans des intervalles de temps très petits, sont de même nature que celles que l'on peut observer par ailleurs en lumière parallèle, mais, si on considère l'ensemble du parcours, elles en diffèrent essentiellement sur le point suivant :

les photopathies en lumière convergente ont pour effet d'amener les animaux dans des régions où l'excitation photique nociceptive est accrue ; elles ont, de ce fait, un caractère non-adaptatif qui est d'ailleurs bien mis en évidence par le caractère accéléré de ces mouvements. Le dispositif expérimental est donc un piège puisqu'il associe l'accroissement de l'éclairement d'excitation avec l'éloignement de la source lumineuse, contrairement à ce qui a lieu dans la Nature. C'est le mode d'adaptation aux stimuli naturels qui amènent l'animal à répondre de façon anti-naturelle à des stimuli qui ne sont pas présentés dans l'ordre et sous la forme habituelle.

Les photopathies observées en lumière parallèle avec de très forts éclairements

présentent un caractère régulateur puisqu'elles soustraient l'animal à une excitation trop intense.

Le caractère de "ralenti" de ces photopathies met en évidence dans de tels mouvements la tendance à un état d'équilibre, absent dans le cas précédent.

Si maintenant, on réexamine les mouvements photopositifs, on constate, comme SPOONER, que la progression des animaux vers la lumière à l'intérieur du faisceau convergent est de caractère non-adaptatif, puisqu'elle consiste à amener l'animal dans des positions où il reçoit des éclairements de plus en plus faibles, alors que ses organes photorécepteurs sont adaptés à un éclairement supérieur à l'éclairement maximum de la cuve, au niveau du foyer.

Les résultats de cette expérience confirment donc ceux de SPOONER, selon lesquels les premiers stades de comportement des individus expérimentés à l'intérieur du faisceau convergent sont dépourvus de tout caractère adaptatif. Le gradient lumineux et l'intensité de l'excitation photique ont une action sur les vitesses de déplacement des individus, et non sur leur orientation vers une région de la cuve où leur impulsion photocinètique est nulle.

Nous avons vu que lorsque cette expérience est prolongée pendant une heure au moins, les individus que l'on a toujours maintenus à l'intérieur du faisceau convergent se sont adaptés à leur nouvelle situation ; les jeunes animaux, faiblement "conditionnés" par le milieu écologique sont les premiers à manifester une telle adaptation. De tels résultats montrent une fois de plus que la lumière joue un rôle de stimulus-signal dans l'orientation de l'animal et plus précisément dans l'élément directionnel d'une taxie, mais elles montrent aussi que ce stimulus-signal n'est efficace que dans le cadre d'un état de "conditionnement" de l'animal, puisqu'il peut devenir inopérant, voire changer de signification.

Ce qui accrédite cette manière de voir, c'est une observation de EWALD en 1910, selon laquelle des Daphnies provenant des mares ou des étangs turbides ne manifestaient dans des conditions expérimentales normales, c'est-à-dire en milieu limpide, aucune réaction photocinètique. Dans un milieu trouble, en effet, la lumière est essentiellement diffuse, ce qui implique la présence du stimulus-agent mais non celle du stimulus-signe (ou stimulus-signal) qui est l'élément directionnel de la lumière. Nous devons donc admettre comme très plausible l'hypothèse selon laquelle les phototaxies sont basées, au moins en partie, sur certains phénomènes d'apprentissage, puisque les Daphnies sont capables de s'adapter à des situations nouvelles. Nous pensons donc que les phototaxies ne sont pas seulement déclenchées, comme le soutenait VIAUD, par des stimuli-agents, mais aussi par le stimulis-signe précité.

Au cours de l'ontogenèse, et en milieu limpide, l'animal "apprend" à se diriger en ligne droite vers une source lumineuse, obeissant ainsi au principe de "moindre effort" ou d'économie d'énergie, c'est-à-dire selon la direction du rayon lumineux. Il est évident qu'en milieu turbide, un tel apprentissage ne peut avoir lieu.

On pourrait objecter à cette hypothèse l'expérience de PAYNE (1910) selon laquelle des Drosophiles obscurées pendant 69 générations consécutives manifestaient, après leur retour à la lumière, des réactions presqu'aussi photopositives que des sujets normaux. En outre, RICHARD (1950) a remarqué que les imagos de Termites (Calotermes flavicolis) développent une photopositivité parfaite à partir de la photonégativité des larves, et cela sans aucun contact avec le moindre stimulus lumineux (cas naturel).

En fait il serait facile de répliquer à de telles objections :

1°.- que la Nature des réactions photocinètiques n'est pas obligatoirement la même chez les Drosophiles et les Termites que chez les Daphnies.

2°.- Que les Termites et les Drosophiles peuvent fort bien manifester, étant donné leur réactivité bien plus rapide, un apprentissage plus prompt que celui des Daphnies. Dans cet ordre d'idées, il serait intéressant de prolonger l'expérience de EWALD, tout comme nous avons prolongé celle de SPOONER, et de noter si, après une heure ou deux, voire davantage, ces Daphnies provenant de milieux turbides manifestent, ou non, des réactions photocinètiques.

Le fait que de jeunes individus ne manifestent pas de réactions taxiques, mais seulement des parcours très sinueux, serait encore de nature à corroborer cette hypothèse, que nous devons considérer comme très probable.

VIAUD a largement utilisé cette distinction entre la notion de stimulus-signe et celle de stimulus-agent. Les significations qu'il attribue à ces termes sont les suivantes : un stimulus-agent est, selon lui, un stimulus spécifique de nature à occasionner des réactions réflexes ou tropistiques tandis que le stimulus-signe est celui qui déclenche des réactions perceptives ; cet auteur estime en outre, que les phototaxies positives sont des réactions forcées, dépourvues de tout caractère adaptatif, et innées; MEDIONI (1964) considère au contraire que les phototaxies, positives aussi bien que négatives, ont un caractère régulateur très net, comme semblent le confirmer par ailleurs les travaux de PRECHT (1941) et de l'école allemande, ceux de PARDI et de PAPI (1961), et ceux de PIERON.

Cette manière de voir qui semble s'imposer au détriment de celle de VIAUD et de LOEB est entièrement confirmée par nos recherches. Ajoutons que le comportement phototaxique nous parait basé sur l'apprentissage de l'animal (au moins chez Daphnia pulex) lequel apprentissage est fonction de l'environnement, c'est-à-dire du milieu écologique.

9° - Considération sur l'influence des variations de la densité optique dans les déplacements de populations.

Les résultats que nous avons obtenus montrent bien qu'une densité optique croissante a pour effet de diminuer la dispersion d'une population après stabilisation de celle-ci. La concentration spatiale des individus est, bien entendu, limitée par l'effet de masse qui lui est antagoniste. Cependant la densité optique, lorsqu'elle croît, a pour effet de diminuer l'amplitude des phases, leur nombre et l'activité générale de la population. Ceci s'explique aisément par le fait que dans un milieu à forte densité optique un intervalle d'éclairement donné correspond à un parcours bien plus bref que dans un milieu à faible densité optique. Il faut voir là un nouvel aspect adaptatif de la photocinèse de Daphnia pulex.

Il en résulte que le comportement d'un échantillonnage tend vers la photocinèse monotone lorsque croit la densité optique, tandis que diminue la vitesse de la population, exprimée par une variation d'indice de photopositivité dans l'unité de temps.

L'explication du comportement, dans notre milieu à forte densité optique, des animaux préalablement désadaptés à la lumière est la suivante :

Si l'on admet que l'éclairement à l'entrée de la cuve est constant, l'éclairement à l'extrémité (16 lux) est très réduit, alors qu'il est encore appréciable en mi-

lieu pur (1025 lux). L'adaptation à un éclairement réduit des individus obscurés, s'opère évidemment dans un temps plus court que celle des mêmes individus à un éclairement plus élevé. Par contre lorsqu'on considère la progression vers la lumière, dans un milieu à forte densité optique, on constate que cette progression est irrégulière et qu'elle comporte des mouvements "algiques" en forme de "boucles". Dans la mesure où elle est continue et positive (elle peut parfois comporter de petites phases négatives de 2 à 3 cms d'amplitude) elle est extrêmement lente et s'effectue presque toujours en rétroprogression. On conçoit que la variation d'éclairement sera plus importante, à déplacement égal, dans un milieu à fort gradient, que dans un milieu à forte densité optique. Il y aura donc une réaction dite "de sensibilité différentielle" qui se traduira, soit par un léger rebroussement (petite phase négative) soit par un mouvement rapide en forme de "loopings".

En milieu aquatique naturel, par contre, les animaux manifestent une phototaxie positive bien plus rapide pour une double raison :

-Parcequ'ils sont soumis à des éclairements qui sont toujours plus forts que dans le cas précédent (sauf à l'extrémité proximale où il y a égalité des excitations photiques), ensuite parceque la photo-inhibition due au gradient est nettement plus faible en eau pure. De ce fait, il faut s'attendre à ce que l'indice de photopositivité d'une population en milieu pur, après avoir stationné pendant plusieurs minutes au niveau le plus faible, croisse ensuite de manière assez rapide.

A l'instant où s'amorce cette croissance d'indice, une seconde population placée dans un milieu aquatique à fort gradient (toutes autres conditions expérimentales étant identiques à celles de la 1ère expérience) possèderait sur son homologue une "avance" appréciable, c'est-à-dire un indice de photopositivité plus élevé. Mais cette avance, à partir du départ de la première population se réduirait progressivement jusqu'à s'annuler et même faire place à un retard. C'est d'ailleurs ce qu'une série complète d'expériences a mis en évidence.

Considèrons le tableau (32) donnant les indices de dispersion, en fin d'expérience, pour des animaux préalablement obscurés, en fonction du gradient :

Nous avons vu qu'au cours des premières minutes d'expérience, les chiffres obtenus sont aussi peu significatifs que possible ; cependant lorsqu'on approche de la stabilisation, à la 33ème et à la 36ème minutes, on remarque que l'indice de dispersion est d'autant plus élevé que la densité optique est plus faible. La décroissance d'un tel indice est continue à mesure que croît la densité optique du milieu. Il est probable que si nos résultats n'avaient pas été altérés par l'influence des parois, ils eûssent été plus nets. En outre, il est normal de penser qu'à l'instant initial, dans un milieu pur, les animaux manifestent des réactions photonégatives et s'agglomèrent vers l'extrémité distale dans un espace relativement restreint, alors que la réaction photophobique est nettement moins intense dans un milieu contenant trois gouttes d'encre de Chine (toujours à l'instant initial). Etant donné que la dispersion d'une population résultant de l'effet de masse s'effectue rapidement, on peut considérer qu'en début d'expérience, les animaux testés, même s'ils ne sont pas trop nombreux, comme c'est le cas habituellement, ne sont pas tous adossés contre la paroi distale, mais sont répartis dans un certain espace, en général compris tout entier dans la partie la moins éclairée de la cuve.

En ce qui concerne les réactions photophobiques d'animaux brusquement amenés à la lumière après obscuration prolongée, elles sont assez brèves, sans toutefois présenter de caractère d'instantaneité.

Etant donné que le phénomène d'adaptation à la lumière est assez lent, on peut se demander ce que devient, au bout de quelques minutes d'expérience, l'indice de dispersion d'une population désadaptée à la lumière.

Nous n'avons pas cherché à observer un tel phénomène, d'abord parce qu'il exige, pour sa réalisation, une technique particulière, susceptible de rencontrer des difficultés d'application liées à la nécessité d'observations fréquentes de la population à partir de l'instant initial, et à la division indispensable du tiers distal de la cuve en un certain nombre de parties égales, enfin parce qu'il présente un intérêt très limité du fait de son caractère fugace.

Les résultats très nets que nous avons obtenus à la 33ème et à la 36ème minutes, mettent en évidence un aspect adaptatif de la photocinèse de l'espèce étudiée ; pour des animaux non-adaptés, ils nous permettent de constater :

1°.-Que le nombre des phases est d'autant plus grand que la densité optique est plus élevée.

2°.-Que l'amplitude moyenne des phases est d'autant plus faible que le gradient lumineux du milieu est plus élevé.

3°.-Que la première phase, qui joue un rôle privilégié, est d'autant plus ample et plus longue en durée que le gradient est plus faible.

4°.-Que d'une façon générale l'indice de photopositivité est d'autant plus élevé lorsqu'on approche de la stabilisation, que la densité optique est plus forte.

5°.-Qu'une population, au voisinage de la stabilisation est d'autant moins dispersée que la densité optique de son milieu est plus élevée.

REMARQUE.-Il est à noter qu'en période d'adaptation, la première au moins des phases négatives est une photopathie, et se différencie en cela des phases négatives déjà observées pour des animaux préalablement adaptés à la lumière du jour. Il suffit pour s'en convaincre de se rappeler l'expérience de l'interposition de la lame de verre sur le trajet des animaux.

Avec le dispositif qui permet de réaliser l'égalité des éclairements au milieu de la cuve, les résultats que l'on obtient confirment qualitativement les précédents, mais sont pourtant moins nets que ceux-ci, comme il fallait s'y attendre d'ailleurs. En effet, au lieu d'être renforcés par les influences des variations d'éclairement au sein de la masse aquatique, nos résultats sont quelque peu contrariés par eux dans le cas présent. C'est ainsi qu'on peut constater que l'indice de dispersion est en raison inverse de la densité optique du milieu considéré.

Le fait que les mêmes phénomènes se retrouvent qualitativement dans les deux cas expérimentaux que nous avons envisagés, nous permet de conclure à leur validité, au moins dans les limites d'éclairement, entre lesquelles nous avons opéré.

10° - Commentaires sur l'action des substances pharmacodynamiques.

a) Généralités.

Nos recherches sur le comportement photocinètique des Daphnies en fonction de

'éclairement à l'entrée de la cuve ont mis en évidence les faits suivants relatifs au polyphasisme :

Pour les animaux déjà adaptés à la lumière du jour, les phases sont d'autant plus amples et le temps nécessaire à la stabilisation est d'autant plus grand que l'intensité de l'éclairement à l'entrée de la cuve à gradient constant est plus élevée. Ceci nous conduit à poser l'hypothèse selon laquelle l'amplitude des mouvements de hasard est en relation directe avec celle des phases et dépend d'un certain niveau d'excitation du système nerveux central, en relation étroite avec l'intensité de l'excitation photique. Nous avons pensé corroborer cette hypothèse en observant le comportement photocinètique en fonction des différentes valeurs d'excitation du système nerveux central, lorsque l'excitation est provoquée par d'autres moyens que la lumière. C'est la raison pour laquelle nous avons fait appel à des substances pharmacodynamiques excitantes ou au contraire "tranquillisantes" pour provoquer ces différents niveaux d'excitation.

b) Analogie entre l'action des excitants pharmacodynamiques et celle d'excitants d'autre nature.

CLARKE (1932) avait déjà étudié le "phototropisme" de Daphnia magna en fonction de l'intensité d'un excitant physiologique : le sulfate de strychnine. Cet auteur avait même remarqué, pour de très fortes doses, la manifestation d'un comportement photocinètique désordonné, nettement pathologique.

Les animaux tournaient le dos à la lumière, quel que fût leur mode de progression. CLARKE avait remarqué également que les individus subissant une immersion préalable dans le sulfate de strychnine devenaient plus "positifs", autrement dit, voyaient croître leur "capacité photopathique". Il avait remarqué enfin que lorsqu'on prolongeait l'immersion préalable des animaux dans le sulfate de strychnine, ceux-ci manifestaient des mouvements très vifs en forme de "loopings" ou de "boucles". Un tel comportement est à rapprocher de celui des animaux que l'on soumet brusquement à des éclairements intenses auxquels ils ne sont pas adaptés. Dans le même ordre d'idées, MEDIONI (1960) évoquant des travaux antérieurs et notamment ceux de TOWLE(1900), a rappelé qu'on pouvait, par des stimuli mécaniques, rendre des animaux plus "positifs" c'est-à-dire accroître leur vitesse photocinètique.

Auparavant, MOORE(1913) avait observé que la strychnine à fortes doses détruisait le "phototropisme" des Daphnies. C'est pourquoi nous avons, au cours de nos recherches, utilisé de la Génostrychnine à de très faibles doses, afin d'éviter chez les animaux testés, le déclenchement de réactions pathologiques, telles que les mouvements très vifs en forme de "loopings", décrits par ailleurs.

Nous constatons dans nos résultats que l'activité ne varie pas de façon monotone dans le même sens que le taux de concentration de Génostrychnine dans le milieu aquatique, puisque la plus forte valeur d'activité relative ne correspond pas au plus fort dosage d'excitant mis en œuvre. Nous voyons au contraire que c'est avec un dosage de 18 gouttes que nous obtenons la plus forte valeur. Certes, on peut se demander s'il ne s'agit pas là d'une anomalie d'origine individuelle, étant donné que, pour trois valeurs différentes de dosage, il y a variation croissante de l'activité relative, en même temps que croît la concentration de l'excitant tandis que, d'autre part, ce n'est que pour une valeur très forte de la concentration que

se manifeste une décroissance quelque peu inattendue de l'activité relative. Une seconde série expérimentale nous a confirmé notre résultat précédent, ce qui témoigne de la régularité du phénomène.

Dans l'échelle des dosages que nous avons réalisés, la valeur critique, c'est-à-dire celle qui correspond à un maximum ou à un minimum des grandeurs que nous évaluons, est de 18 gouttes. Nous pensons en fait que la véritable valeur critique doit être voisine de celle-ci, même si elle en diffère quelque peu. Nous constatons que cette valeur correspond à une excitation maxima du système nerveux central, puisqu'elle se traduit dans le comportement par une "activité" maxima qui correspond d'autre part avec le polyphasisme le plus accentué qui soit.

Nous venons de voir, en outre, qu'une dose de Génostrychnine supérieure à la dose critique ne produit pas les mêmes effets qu'une dose inférieure à celle-ci.

En second lieu on constate qu'avec la plus forte dose de Génostrychnine, la proportion du nombre de rétroprogressions est très forte, plus importante qu'avec n'importe quelle autre dose. Cette observation corrobore, dans une certaine mesure, les observations de CLARKE, selon qui "les Daphnies préalablement immergées dans une solution de strychnine tournent toujours le dos à la lumière."

Ces deux remarques tendent à prouver qu'il se produit, du fait d'une forte dose de strychnine dans le milieu aquatique, une inhibition dans la photocinèse, mais qu'on ne saurait toutefois identifier les effets produits avec ceux d'une faible dose.

Enfin, en admettant que les différentes populations testées aient atteint une certaine stabilisation statistique à la 30ème minute, ce qui n'est vrai qu'approximativement, on trouve que les indices moyens de photopositivité en fin d'expérience présentent un minimum pour la dose de 18 gouttes.

Donc, pour employer le langage de VIAUD, tout se passe comme si la "capacité photopathique" d'une population en état d'équilibre statistique, qui s'exprime ici par son indice de photopositivité décroissait jusqu'à un certain minimum en même temps que croit la dose de strychnine en solution, puis croissait à nouveau jusqu'à une valeur intermédiaire entre celle atteinte en solution de 18 gouttes, et celle atteinte en solution de 9 gouttes. Or si on se reporte aux chiffres obtenus précédemment dans l'évaluation des indices d'activité relative, on remarque que la dose de 18 gouttes correspond encore à une valeur critique de concentration et que le chiffre obtenu pour un dosage de 27 gouttes est intermédiaire entre ceux obtenus respectivement avec 9 gouttes et avec 18 gouttes, tout comme dans les résultats que nous venons d'obtenir dans le calcul des indices de photopositivité en période de stabilisation, et que nous avons tenu à corroborer par une seconde série d'expériences. Les résultats que nous avons obtenus nous permettent de faire les mêmes remarques que précédemment, dans l'ordre qualitatif.

Il semble donc bien que, lorsque varie la concentration en neuro-stimulant du milieu aquatique, il y a un lien entre l'activité de la population et sa "capacité photopathique", et que celle ci est d'autant plus faible que celle-là est plus grande.

c) Analogie entre les substances neuroleptiques et d'autres facteurs d'inhibition.

Après avoir étudié l'action des substances neurostimulantes sur la photocinèse de nos animaux, nous avons pensé qu'il serait intéressant de chercher si une substance neuroleptique quelconque ne pouvait pas avoir des effets opposés à ceux de la

Génostrychnine. Il est à souligner qu'en Médecine, le Largactil, qui est un tranquillisant; n'a pas exactement une action antagoniste de celle de la Génostrychnine, en ce sens qu'il n'est pas actif sur les convulsions expérimentales induites par ce dernier corps.

Nous constatons que la population testée est d'autant plus proche de la lumière en période de stabilisation que le milieu aquatique contient une dose plus forte de substance neuroleptique (autrement dit la "capacité photopathique" augmente). Nous remarquons en outre, que les résultats obtenus avec des doses de Largactil comprises entre 0 et 9 gouttes, sont antagonistes de ceux obtenus avec des doses de Génostrychnine inférieures à 18 gouttes. Ce dernier produit, aussi longtemps qu'on utilise des doses inférieures à la dose critique, à une réaction antagoniste en quelque sorte, de celle de la Chlorpromazine sur le plan de l'activité et de l'ampleur des phases.

Dans cet ordre d'idées, nous pouvons remarquer que les résultats obtenus précédemment avec notre plus forte dose de Largactil sont tels que nous pouvons les interpréter en disant qu'il y a suppression totale du polyphasisme.

En fait il est possible qu'il n'y ait jamais disparition totale, étant donné que nos observations n'ont pas été continues mais se sont bornées au relevé de la répartition statistique toutes les trois minutes. Il est donc possible qu'entre deux observations consécutives, il y ait eu des passages d'animaux d'une région de la cuve à une autre avec retour dans le même intervalle de temps, sans que nous ayons pu enrégistrer le changement de phases qui en serait résulté pour la population. Nous devons également tenir compte du fait que notre division arbitraire de la cuve en trois régions seulement, d'une longueur appréciable, ne constitue qu'une première approximation rudimentaire à laquelle nous avons été contraint, toutefois, pour ne pas compliquer nos observations.

Enfin, nous n'avons procédé qu'à une seule expérience avec une moyenne de 50 animaux par test (soit 200 pour chacun des quatre dosages utilisés) au cours de l'ensemble de nos journées d'expérimentation. Si nous avions procédé à d'autres séries d'expériences, nous aurions peut-être obtenu, avec la dose de 9 gouttes, quelques petites phases négatives. On ne peut donc affirmer que le polyphasisme disparaisse complètement avec une telle dose ; tout ce que l'on peut dire c'est que, lorsque la teneur du milieu en Chlorpromazine croît, le comportement photocinètique tend à devenir monotone et à se réduire à une phase positive unique.

CONCLUSION -

Nous avons rappelé plus haut les cas de photopositivité accrue sous l'influence d'excitants, notés par LOEB, et CLARKE. En fait un excitant physiologique peut-il amener les animaux à rechercher plus intensément la lumière ? Il y a là une imprécision de langage qu'il importe de dénoncer, car le terme "positif" prête à plusieurs interprétations différentes. En fait, un stimulus engendré par des substances que VIAUD a appelées "sensibilisatrices" (CO_2, SO_4H_2, alcools, acide acétique, etc...) ne fait qu'accroitre la vitesse photocinètique et l'amplitude des phases des animaux testés. Comme, en général, la première phase, de loin la

plus importante, est positive, on conclut un peu hâtivement que de tels excitants rendent les animaux plus "positifs" ; en fait, après un certains nombre de phases alternées (positives et négatives) les animaux en arrivent à stationner dans une région plus éloignée de la source lumineuse et en général moins éclairée que celle où ils se seraient stabilisés si on avait opéré sans excitant... Ce que nous avançons semble bien être en accord avec la loi de sommation hétérogène des stimuli de diverses natures. Si donc on considère la position de stabilisation de la population par rapport à la lumière ainsi que la vitesse photocinètique moyenne et l'amplitude des phases, on peut dire ceci : tout se passe comme si un stimulus chimique ou pharmacodynamique, s'ajoutant à un stimulus photique, produisait le même effet qu'une excitation photique supérieure (dans la même température de couleur bien entendu) autrement dit, comme s'il diminuait la capacité photopathique des animaux. C'est bien ce que l'on constate, en effet, si l'on rapproche les résultats obtenus antérieurement avec des filtres neutres, plus ou moins absorbants, de ceux que nous venons d'obtenir avec la Génostrychnine. Ce qui tend à accréditer cette manière de voir, c'est que l'excitant de nature chimique, dans la mesure où il produit sur la photocinèse et la répartition statistique des animaux en état de stabilisation, les mêmes effets qu'un certain supplément d'excitation photique, produit aussi les mêmes effets que celui-ci sur l'orientation axiale.

Donc nous pouvons dire qu'une certaine valeur d'excitation chimique ou pharmacodynamique provoque une augmentation du pourcentage de rétroprogressions, tout comme le ferait un supplément d'excitation photique, et donne les mêmes effets que celui-ci dans l'ordre de la photocinèse.

L'analogie entre les effets produits par les deux stimuli de natures différentes se poursuit de la manière suivante :

De même qu'il existe, lorsqu'on opère en milieu aquatique pur, une valeur critique d'éclairement intermèdiaire entre l'éclairement produit par le Soleil et l'ordre habituel de grandeur de nos éclairements expérimentaux, provoquant la vitesse photocinètique maximale ainsi que le maximum d'amplitude de phases, de même nous pouvons dire qu'il existe, pour un éclairement expérimental donné, une valeur critique de dosage de Génostrychnine pour laquelle l'amplitude des phases et la vitesse photocinètique sont maxima. Si l'on dépasse la valeur critique (ou optimale) de dosage, on se rend compte que le nombre de rétroprogressions croît très vite. L'inhibition induite par un excès de Génostrychnine s'accompagne souvent d'une proportion très élevée de rétroprogressions, qui atteint la totalité, alors que l'inhibition occasionnée par la Chlorpromazine ne provoque qu'un nombre restreint de réactions dorsales, même lorsque la progression vers la lumière est très lente.

Notre conclusion selon laquelle on augmente la capacité photopathique apparente des individus testés (mesurée par son indice de photopositivité) lorsqu'on accroît le dosage de substance neuro-excitante au delà de la zone critique, est en accord avec les observations précitées de CLARKE. En ce qui concerne la remarque de MEDIONI(1961) sur les stimuli mécaniques, on peut dire que ceux-ci, dans la gamme d'intensités où ils ont été utilisés, produisent les mêmes effets qu'une faible dose de strychnine.

En résumé, des excitants, dans la mesure où leur intensité d'action n'est pas trop intense, c'est-à-dire dans des intervalles de dosage que nous avons utilisés, ont pour effet :

a)dans un champ lumineux non-directionnel, mais homogène, d'accroitre l'activité des animaux testés.

b)dans un champ lumineux directionnel et parallèle, d'accentuer la vitesse photocinètique et l'amplitude du polyphasisme.

Par contre les substances neuroleptiques ont l'effet inverse ; elles réduisent, voire annulent, l'activité des mouvements de hasard, en dehors de tout effet directionnel de la lumière, tandis qu'elles réduisent, voire annulent, le polyphasisme, dans le cas d'une lumière parallèle.

Dans le cas de l'expérimentation précitée, il semble bien que les substances neuroleptiques (du moins la Chlorpromazine) aient un effet sélectif, puisqu'elles réduisent considérablement et même suppriment les mouvements de hasard dans un champ non-directionnel ; au contraire elles laissent subsister (sous une forme quelque peu atténuée il est vrai) les phototaxies ou les photocinèses. Cette manière de voir nous donne à penser que si les mouvements de hasard semblent non-motivés, les photocinèses ou les phototaxies, au contraire, paraissent motivées par la recherche d'un équilibre perdu ou plus exactement la recherche d'un état d'adaptation brusquement perdu. Comme on le verra par la suite, tout se passe comme si l'adaptation comportementale avait pour effet d'obvier à la trop grande lenteur de l'adaptation sensorielle de l'animal.

CONCLUSIONS

1°) - Les réctions photocinètiques que nous avons pu mettre en évidence sont des réactions de sensibilité différentielle au sens loebien du terme.

Il faut souligner, en effet, que selon JENNINGS, un phénomène de sensibilité différentielle est déclenché par une variation de l'excitant.

LOEB, plus précis, estime qu'une réaction de sensibilité différentielle est liée à une variation brusque de l'excitant. Nous nous en tiendrons à la définition de ce dernier auteur, étant donné que celle de JENNINGS nous semble incomplète. RINGELBERG (1964) a mis en évidence, sous une forme mathématique, le rôle du temps au cours de la variation de l'excitant, dans la réponse de l'animal. Celle-ci, si une telle variation d'intensité s'effectue lentement n'est pas seulement fonction de cette variation elle-même mais aussi des phénomènes d'adaptation ou de désadaptation photique qui peuvent intevenir au cours du phénomène. L'adaptation (ou la désadaptation) est d'autant plus importante que la variation d'intensité de l'excitant est plus lente, et elle tend toujours à atténuer la réponse de l'animal. C'est donc lorsque la variation considérée est brusque que la réponse apparait avec le plus de netteté.

Il n'est pas exclu que les photocinèses pourraient naitre spontanément à la suite de variations internes du "preferendum" lumineux ou "point de neutralité photocinètique". Dans le cadre de nos recherches, nous n'avons pu mettre en évidence de tels types de comportement ; cependant, bien qu'il ne s'agisse pas là, à proprement parler, de phénomènes de sensibilité différentielle, puisqu'ils sont liés à des modifications internes de l'organisme, on peut dire que ce sont des phénomènes analogues : dans l'un comme dans l'autre cas, il s'agit de modes de comportement régulateurs, caractérisés par la recherche d'un "preferendum", essentiellement fugaces et limités en amplitude.

D'ailleurs il y a tout lieu de penser que ces variations internes de l'organisme sont très lentes, et qu'il doit en être de même des réactions motrices qui en découlent, raison pour laquelle celles-ci ont échappé à notre expérimentation. Il est donc permis en première approximation, de les négliger, et de s'en tenir aux seuls phénomènes de sensibilité différentielle que nous avons décrits précédemment.

2°) - Il existe un "preferendum" ou "point de neutralité photocinètique" relativement stable.

Certes, il s'agit là d'une donnée labile, d'une valeur d'équilibre transitoire, mais ses variations sont très lentes ; la précision limitée à laquelle nous nous sommes borné dans nos précédentes recherches nous permet de les négliger.

3°) - Un polyphasisme de nature purement photique n'existe réellement qu'en période d'adaptation.

En ce cas la première phase est toujours une photopathie vraie. Il n'en est pas de même des phases négatives suivantes :

Chez les animaux préalablement adaptés à la lumière du jour, le polyphasisme

n'existe pas à l'état pur, dans des cuves limitées dans la dimension longitudinale. Dans de tels récipients, les phases observées ne sont en réalité que des pseudo-phases, déclenchées par des excitations d'ordre, non pas photique, mais tactile, peut-être nociceptives et accentuées par l'effet de masse et l'influence des parois, aussi bien latèrales que transversales.

En ce qui concerne les phases positives, elles ont un caractère monotone dans un champ lumineux sans gradient d'intensité, pour des animaux adaptés à la lumière du jour. Dans un milieu aquatique normal et en lumière parallèle, on ne peut rien conclure pour des individus adaptés, vu l'insuffisance de notre appareillage.

4°) - Le polyphasisme est lié à un niveau moyen d'excitation du système nerveux central.

On a vu qu'on pourrait le réduire considérablement et même l'annihiler grâce à l'inhibition motrice provoquée par les substances neuroleptiques. Au contraire, il est possible de l'accentuer grâce à des substances neuro-excitantes, ce qui a pour effet d'accroitre dans un laps de temps déterminé, le nombre des inversions et même l'amplitude des phases. On obtient le même effet avec des excitants mécaniques (comme l'a souligné MEDIONI) tout comme avec des excitants lumineux.

Ce niveau d'excitation est en liaison avec l'activité des animaux dans leurs mouvements de hasard aussi bien que dans leur polyphasisme. Tous ces résultats concernent aussi bien le polyphasisme réel que l'on observe en cours d'adaptation, que le pseudo-polyphasisme manifesté par des animaux préalablement adaptés dans des cuves limitées dans le sens de la longueur.

5°) - Les phototaxies positives ne sont pas des mouvements forcés.

Nous avons maintes fois constaté que lorsque nous amenons des Daphnies d'un éclairement relativement élevé à un éclairement expérimental bien inférieur, les animaux manifestent une réaction de sensibilité différentielle sous la forme d'une phototaxie positive comme si la progression en direction de la source lumineuse avait pour effet de leur restituer l'éclairement initial auquel l'individu testé était adapté, et l'éclairement du début de l'expérience. RINGELBERG a fait des constatations plus précises encore.

6°) - L'orientation axiale a un rôle déterminant lorsqu'il y a excitation photique latérale horizontale, mais nul - ou tout au moins insignifiant - lorsque la lumière traverse le dioptre horizontal air/eau

1) Le Réflexe de symètrie s'actualise toujours chez Daphnia pulex adulte en cas d'excitation photique horizontale. Cependant il ne se manifeste pour ainsi dire jamais lorsqu'on se place dans des conditions optiquement semblables à celles de la Nature. Comme on l'a vu il ne se présente que très rarement en lumière oblique, dans le cas de l'incidence rasante et sur une portion de parcours très limitée. C'est une réponse orientée de caractère permanent, qui, apparemment, ne dépend pas de l'intensité de la lumière excitatrice. Les phototropismes (au sens restreint du terme) sont des réactions de ce type, avec cette différence toutefois qu'ils se déclenchent quelle que soit la direction de la lumière excitatrice, ce qui n'est pas le cas pour le Réflexe de symètrie précédemment décrit.[1] Celui-ci

(1 - remarque page 106).

ne peut donc être assimilé à un phototropisme.

II) Le Réflexe photodorsal est une forme très répandue du précédent. Dans des conditions naturelles, il n'apparait pas avec une netteté suffisante. L'animal tourne le dos à la lumière incidente, mais semble surtout obéir au sens statique, selon lequel le plan sagittal est constamment vertical, la face ventrale étant tournée vers le bas. Lorsqu'on diminue la réactivité de l'animal, il est possible d'empêcher l'actualisation de ce réflexe.

III) La Rétroprogression ne semble pas se manifester dans la Nature. Par contre, dans le cas d'une excitation photique latérale émise par une source ponctuelle, on la constate très fréquemment. Elle se présente surtout chez des animaux dotés d'une réactivité normale et faiblement attirés vers la lumière. Elle est nettement plus rare dans un milieu sans gradient (cuve-canal) que dans un milieu aquatique ordinaire ; elle est inhibée par les substances neuroleptiques, alors qu'elle est au contraire facilitée par les substances neuro-excitantes.

Il est à noter que la "loi des excitations symètriques" due à Von SACHS et étendue par LOEB et VIAUD à des espèces animales non-fixées ne peut s'appliquer qu'à des individus adultes et normaux. SCHULZ a en effet remarqué que des Daphnies énucléées ne manifestaient pas le Réflexe de symétrie. Il y a tout lieu d'admettre que les excitations symètriques ne se produisent qu'au niveau de l'œil composé. Il semble donc que la photo-sensibilité extra-oculaire soit trop diffuse, trop faiblement différenciée pour provoquer un réflexe de symètrie. Tout se passe donc comme s'il y avait excitabilité symètrique des ommatidies de l'œil composé par rapport au plan sagittal.

7°) - La capacité photopathique de Daphnia pulex est en raison inverse de sa réactivité.

En d'autres termes, un échantillonnage donné, en milieu aquatique normal, se stabilise à une position d'autant plus éloignée de la lumière qu'elle aura manifesté une activité plus grande et un polyphasisme plus accentué, avec des vitesses de parcours plus élevées et des inversions plus nombreuses.

8°) - Nous devons souligner l'importance de l'anatomie sensorielle.

Son étude était fort utile dans le cadre de nos recherches pour montrer le rôle de la carapace dorsale et de l'intestin au cours de la Rétroprogression ; il s'agit bien entendu d'un rôle de protection contre les rayons lumineux incidents. Elle montre, en outre, que les photorécepteurs, qu'il s'agisse de l'œil composé ou du système nerveux central, peuvent être excitées dans des proportions extrêmement variables selon l'orientation axiale.

Des recherches de MEDIONI, SCHAEFFER et ROBERT(1958) sur l'espèce Daphnia pulex ont permis d'établir que les animaux manifestaient une agitation particulièrement vive lorsque la lumière incidente atteignait l'animal dans la partie ventrale, même lorsque l'œil composé était protégé. Or il est clair, dans de telles conditions, que la lumière atteint aussi le ganglion cérébroïde ainsi que l'ensemble des fibres post-rétiniennes et les ganglions optiques, autrement dit, la presque totalité du système nerveux central.

Une telle étude nous a permis de conclure aussi à la possibilité d'une vision nette vers l'arrière, en raison de la disposition des ommatidies.

9°) - Nos recherches nous permettent aussi de conclure à l'importance de l'appareillage.

Nous avons réalisé d'assez nombreux types d'appareillage, plusieurs d'entre eux pouvant correspondre à un même protocole expérimental (ce fut le cas lors de la réalisation d'un champ lumineux sans gradient d'intensité) ; les différences que nous avons constatées dans les résultats nous ont permis de définir l'action de tel ou tel facteur, étranger à l'action photique proprement dite (effet de masse, action des parois latérales et transversales, etc...) Enfin nous avons pu réaliser le maximum de simplicité dans le stimuli.

10°) - L'effet de masse joue un grand rôle en ce sens qu'il peut altérer les résultats quantitatifs.

Généralement l'effet de masse est en raison directe de la densité statistique des animaux dans la cuve et se trouve en étroite liaison avec l'influence des parois. Il est même susceptible d'altèrer la physionomie de la photocinèse, et c'est la raison pour laquelle nous nous sommes efforcé de le limiter le plus possible , procédant même parfois à des tests individuels.

Citons un exemple : Lorsqu'on étudie le comportement d'animaux adaptés à la lumière du jour, en fonction de différents paliers d'intensité, nous constatons qu'il y a convergence des répartitions statistiques au bout de plusieurs heures, mais que cette convergence est nettement moins lente lorsque l'effet de masse est plus important, car en l'occurence il facilite la désadaptation.

Contrairement à l'impulsion photocinètique qui ne s'actualise que d'une façon fugace, il est toujours susceptible de se manifester, aussi longtemps que la densité statistique des animaux demeure suffisamment élevée. Il a donc un caractère dominant par rapport aux tendances motrices d'origine photique.

11°) - Il existe un lien étroit de complémentarité entre l'adaptation sensorielle et l'adaptation comportementale (photocinèse).

Nous avons vu précédemment à propos des réactions de sensibilité différentielle de type loebien, que les mouvements photocinètiques sont d'autant plus vifs et plus amples que les variations d'éclairement excitant sont plus rapides et plus importantes. Ces mouvements tendent à ramener l'animal dans une position du milieu aquatique où l'éclairement égale l'éclairement initial reçu par l'animal. En fait ce dernier n'atteint jamais tout-à-fait cette nouvelle position, parce que le déplacement n'est jamais instantané, et que pendant la durée de ce déplacement il y a eu désadaptation partielle de l'animal, tant et si bien que dans la nouvelle position de stabilisation, l'animal reçoit un éclairement légèrement inférieur à l'éclairement initial.

Supposons d'autre part qu'un animal adapté à une intensité d'éclairement I_1 soit transporté brusquement dans une cuve où l'intensité d'éclairement reçu à l'entrée I_2 est nettement inférieure à la précédente; l'individu testé manifestera une phase positive rapide et de grande amplitude; lorsqu'il aura atteint sa position de stabilisation, autrement dit, lorsqu'il aura atteint son nouveau palier d'adaptation, il sera alors possible de rétablir brusquement l'intensité initiale d'éclaire-

---

(1) Il faut ajouter que dans le cas d'un réflexe photodorsal, le plan sagittal ne se situe pas constamment dans la direction des rayons lumineux, comme c'est (ou comme ce pourrait) être le cas lors de manifestations phototropiques (au sens propre du terme) ; il oscille en fait entre deux positions limites qui font entre elles un angle que Kühn a appelé "angle d'indifférence", ou "champ d'indifférence" (Indifferenzfeld). Nous avons constaté que nos phototaxies positives, en rétroprogression, étaient loin d'être rigoureusement rectilignes, et que leur caractère d'orientation était trop "flou" ou trop imprécis pour qu'on pût classer dans les "phototropismes" (au sens loebien du terme) les réactions axiales correspondantes.

ment I_1 ; d'après ce que nous savons de nos expériences antérieures, l'animal manifestera une phase négative assez vive, mais de faible durée et de faible amplitude. Ces différences considérables dans les réactions motrices sont dues au fait que le temps d'adaptation de l'intensité I_2 à l'intensité I_1 supérieure à la précédente, est bien inférieur au temps de désadaptation de l'éclairement I_1 à l'éclairement I_2. C'est là un nouvel aspect de la complémentarité des deux types d'adaptation (sensorielle et comportementale.) Il y en a bien d'autres : le matin par exemple, lorsqu'on passe graduellement de l'ombre à la lumière du jour, on ne remarque, chez les animaux situés dans notre cristallisoir, près de la fenêtre, aucune manifestation photophobique et même aucun déplacement apparent, tout simplement parce que l'adaptation des animaux s'est effectuée uniquement sur le plan sensoriel, de manière très lente. Nous savons que si la même variation d'éclairement, qui est considérable, s'était effectuée en une fraction de seconde, les réactions photonégatives eûssent été considérables.

12°) - La capacité photopathique est soumise à un rythme nycthéméral.

La nuit, la réactivité est presque nulle et elle est maxima vers 14h. De plus il y a inhibition saisonnière de cette capacité photopathique pendant tout l'hiver. On a vu que cette inhibition pouvait se maintenir, au moins pendant quelques jours, à la température relativement élevée du laboratoire. Il semble bien que cette inhibition soit en liaison avec la diapause manifestée par les animaux en Hiver.

13°) - Les réactions motrices d'origine photique peuvent parfois présenter un caractère non-adaptatif.

C'est le cas notamment lorsque les animaux sont soumis brusquement à un éclairement très supérieur à celui auquel ils sont adaptés. Ils manifestent alors les réactions en "loopings" (ou en "boucles") qui ont un aspect anormal, désordonné.

Elles ont lieu lorsque toute fuite devant un éclairement trop intense devient impossible par suite de l'interposition d'un obstacle ; elles peuvent même avoir lieu de manière transitoire sans cet obstacle. Le caractère de non-adaptativité de ces réactions est évident : il suffirait aux animaux testés de tourner le dos à la lumière, de telle manière que leur carapace dorsale protège leurs ommatidies, ce qui leur épargnerait une dépense d'énergie considérable.

Pourtant ces réactions algiques, si désordonnées soient-elles, ont pour effet de soustraire l'animal à des excitations trop intenses, car elles s'accompagnent de rotations très rapides de l'œil composé dans le plan sagittal autour d'un axe perpendiculaire à ce plan, ce qui a pour effet de n'impressionner chaque ommatidie que pendant un temps très court. Il se produit alors un balayage lumineux très rapide des différentes ommatidies. Aussi peu accusé et aussi relatif qu'il soit, le caractère de "réaction d'évitement" de ce comportement n'en apparait pas moins, puisqu'il permet d'éviter qu'un nombre limité d'ommatidies soient soumis à une photoexcitation intense et persistante, donc nocive.

D'autre part, nous avons vu que, lorsqu'on soumet brusquement un animal à un réseau de stimuli très différents de ceux auquels il était habitué dans son milieu écologique, il manifeste généralement une réponse non-adaptée, la nouvelle situation constituant pour lui un piège dont le dispositif de SPOONER constitue un

exemple. Nous avons vu qu'un apprentissage suffisamment long permet à l'animal de réagir de manière adaptée dans sa nouvelle situation.

14°) - Enfin, nous posons comme probable l'hypothèse selon laquelle le comportement phototaxique serait basé, au moins en partie, sur un apprentissage des individus parvenus à l'âge adulte.

Ceci revient à souligner l'importance des conditions écologiques antérieures.
Pour vérifier une telle hypothèse, il conviendrait de reprendre l'expérience de EWALD (1910), avec des Daphnies provenant de pièces d'eau turbides, et de la prolonger, comme nous l'avons fait avec l'expérience de SPOONER ; il est probable qu'à la suite d'un long apprentissage, les Daphnies doivent manifester des réactions semblables à celles de leurs congénères ayant vécu dans un milieu écologique normal. En tout cas, ce serait à vérifier. Une telle expérience fera sans doute l'objet de nos recherches ultérieures.
Telles sont donc nos conclusions, valables seulement pour l'espèce étudiée. Il conviendrait en outre, de situer les réactions photiques des Daphnies, dans l'échelle du comportement.
Quand on entreprend l'étude historique des réactions motrices à la lumière, on se rend compte qu'elle est dominée, presque dès ses origines, par l'affrontement de deux grandes théories : celle de LOEB et celle de JENNING. Il semble que celle-ci soit en train de gagner du terrain ; en fait elle se borne à prendre sa place normale, car des généralisations simplistes avaient permis l'application abusive de la théorie de LOEB en des domaines où elle ne pouvait s'avérer qu'inutile et inadéquate. L'erreur de LOEB, pour commencer, a été de vouloir appliquer à des espèces animales libres une appellation et des lois qui ne pouvaient convenir qu'aux espèces végétales et aux espèces animales fixées. Pour celles-ci, on peut, certes, parler de phototropisme, au sens loebien du terme, mais il est abusif d'appliquer ce terme aux réactions photiques d'animaux libres relativement élevés dans l'échelle phylogénique. C'est cependant ce qu'a fait VIAUD avec les Daphnies. En réservant l'appellation de phototropisme aux réactions axiales d'orientation des espèces non-fixées, LOEB commit l'erreur de croire que de tels réflexes étaient totalement indépendants des réactions de locomotion. Il est facile de voir qu'il n'en est rien, notamment chez des espèces suffisamment évoluées, car le comportement est un tout et les réactions motrices sont étroitement interdépendantes.
Dans sa thèse sur le "phototropisme" des Cladocères, des Rotifères et des Planaires, VIAUD (1950) tente de généraliser toute une série de résultats en les appliquant à une importante fraction de la série animale. Cependant il n'existe pas de comportement uniforme, tant s'en faut. G.THINES (1957) considère même le comportement comme un critère taxonomique. Certes, d'une espèce à l'autre, il n'y a pas que des différences ; il y a aussi des points communs. Cependant, il est difficile de distinguer les élèments de comportement propres à chaque espèce de ceux qui s'appliquent à plusieurs. En outre, il est difficile de connaitre les limites de généralisation ou d'extension d'une loi de comportement. On est bien loin d'avoir réalisé l'éthologie de toutes les espèces animales, puisque seule une infime proportion d'entre elles a été étudiée sous cet aspect.

Antagonistes, les doctrines de LOEB et de JENNINGS doivent, en fait, être considérées comme complèmentaires, puisqu'elles ont une frontière commune, la validité de l'une cessant lorsque l'autre commence d'être applicable. Les domaines d'application respectifs sont en effet distincts et contigus : la conception loebienne peut être considérée comme valable pour les végétaux, les espèces fixées de la série animale et peut-être pour certaines espèces libres situées au bas de l'échelle phylogénique (?). Lorsqu'on aura déterminé avec précision les limites d'application de ces deux théories, la polémique entre les partisans de l'une et les défenseurs de l'autre aura perdu toute sa raison d'être. RABAUD(1924) et VIAUD ont cru atteindre la Vérité en adoptant une position tout-à-fait éclectique, intermédiaire entre le mécanisme de LOEB et la théorie de l'adaptativité chère à JENNINGS, et en soutenant notamment que les réactions photopositives étaient "forcées", tandis que les réactions photonégatives étaient de caractère nettement adaptatif. Une telle position faisait abstraction, à tort selon nous, de l'espèce envisagée ; en fait, c'est d'une autre manière comme on l'a vu, qu'on doit réaliser la synthèse des deux conceptions antagonistes. Selon aller jusqu'à soutenir, comme JENNINGS, que tous les types de comportement des espèces animales "libres" sont de caractère adaptatif, nous pouvons dire que presque tous sont à classer dans cette catégorie. Des animaux relativement élevés dans l'échelle phylogénique doivent réagir d'une manière singulière, inadaptée, à des situations-pièges (il s'agit d'associations tout-à-fait inhabituelles de stimuli exogènes) ; chez l'Homme, le réflexe palpébral est un exemple de "réaction forcée" de ce type. Cependant de telles réponses relèvent surtout du comportement expérimental et se manifestent très rarement dans le milieu écologique ; en outre, elles ont toujours un caractère fugace, transitoire, et font place régulièrement à des réponses adaptées. C'est du moins ce que nous avons constaté au cours de nos recherches ; en particulier, nous n'avons pu mettre en évidence chez Daphnia pulex aucun type de comportement qui pût être assimilé à un phototropisme (selon la définition de LOEB). Cette espèce manifeste, vis-à-vis de la lumière, des réactions dont la signification biologique est évidente ; elles ne peuvent être classées, ni parmi les comportement intégrés, ni parmi les réactions primitives (exception faite des quelques rares réactions "forcées" déjà signalées) mais seulement parmi les comportements mixtes ou intermédiaires, essentiellement polyvalents, véritables instruments naturels destinés à faciliter l'atteinte de buts spécifiques correspondant à des activités instinctives diverses.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEE (W.C.) : Studies in animal aggregation : mass protection from fresh water for Procerodes, a marine turbellarian. Journ. Exp. Zool. 1928, 50, p. 295.

ALVERDES (F.) : Beobachtungen an Ephemeriden-und Libellenlarven. Biol. Zentralblatt 1924, 43, p577.

BARIGOZZI (C.), TONISSI (G.) : Ricerche preliminari sul fototropismo dei mutanti di Drosophila melanogaster Meig (Pontif. Acad. Sciences Commentarii 1946, 10, p. 431.)

BAYLOR (E.R.) and SMITH : Bees, Daphnia and polarized Light. (Ecology, 41, 2, April 1960.)

BAYLOR (E.R.) : The responses of snails to polarized loight. (Journal of experimental Biology, 36, 2, 369-376, June 1959.)

BERNHARD (C.G.) and OTTOSON (D.) : Comparative studies on dark adaptation in the compound eye of nocturnal and Diurnal Lepidoptera (J. of general Physiology, Vol. 44, 1, 1960.)

BIRUKOW (G.) : Photogeomenotaktische Transpositionen bei Geotrupes silvatcus. (Revue Suisse de ZOOL., 1953, 60, p. 535.)

BOHN (G.) : Actions directrices de la lumière (Gauthier-Villars, 1940, Paris)

BOHN (G.) DRZEWINA (A.) : Variations de la susceptibilité à l'eau douce de Convoluta suivant les états physiologiques et le nombre des animaux en expérience. (C.R. Acad. Sciences 1920; 171, p. 1023.)

BRANDT (H.) : Die Lichtorientierung der Mehlmette Ephestia kuhniella Zeller, (Z. vergl. Physiologie, 1934, 20, p. 646.)

BUDDENBROCK (W. Von) : Einige Bemerkungen zum augenblicklichen Stand der Frage nach dem Farbensinn der Tiere, (Zoologischer Anzeiger, 84, 1929.)

CARPENTER (F.W.) : The reactions of the pomace-fly (Drosophila ampelophila Loew) to light, gravity, and mechanical stimulation. (Americ. Natur. 1905, 39, p. 157.)

CASSIER (P.) : Le phototropisme du Criquet migrateur. (Bulletin de la Société zoologique de France, 1960, 85, p. 165.)

CHAUVIN (R.) : Note sur la physiologie comparée des Orthoptères-1 : sur le phototropisme des Orthoptères ; (Bull. Soc. Ent. France 1941, p. 150.)

COLE (W.H.) : Note on the relation between the photic stimulation and the rate of locomotion in Drosophila (Science 1922, 55, p. 678.)

DARCHEN (R.) : Stimuli nouveaux et tendances exploratrices chez Blatella germanica - (Z. Psychologie 1955, 12, p. 1.)

CLARKE (G.L.) : Change of phototropic and geotropic signs in Daphnia induced by changes in light intensity - (Journ. Exp. Biol. VII 1930.)

CLARKE (G.L.) : Quantitative aspects of the changes of phototropic signs in Daphnia Ibid. 1930

DAVENPORT and CANNON : On the determination of the direction and rate of organisms by light - (Journ. Physiol. London XXI, 1897.)

EHRHARD (H.) : Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes der Daphniden,(Biol. Zentralblatt XXXIII, 1913.)

EWALD (W.F.) : Versuche zur Analyse der Licht-und Farbreaktionen eines Wirbellosen (Daphnia pulex) ;(Zeitschrift Sinnesphysiologie, 48, 1914.)

EWALD (W.F.) : Ueber Orientierung Lokomation und Lichitreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie des Tropismes. (Biol. Zentralblatt, 30, 1910)

Von FRISCH (K.) und KUPELWIESER (H.) : Ueber den Einfluss der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse (Biol. Zentralblatt 33, 1913.)

GOUSTARD (M.) : Réactions phototropiques et régulation du comportement chez l'imago mâle de Blatella germanica.(Thèse Faculté des Lettres de Paris) 1955 ;(Bulletin biol. France-Belgique, 1958, Supplément XLV.)

GRASSE (P.P.) : Sur le phototropisme de quelques criquets ;(C.R. Société Biol. 1923, 89, p.898.)

GRISON (P.) : Effet photocinètique de la lumière et de son intensité sur quelques chrysomèlides à l'état d'insectes parfaits.(Bulletin de la Société zoologique de France. 1942, 67, p.181.)

HEBERDEY (R.F.) : Der Farbensinn helladaptierter Daphnien -(Biol. Zentralblatt 56, 1936.)

Van HERWERDEN : Ueber die Perzeptionfähigkeit des Daphniaauges für ultraviolette Strahlen. (Biol. Zentralblatt, 34, 1914)

Von HESS (C.) : Untersuchungen Über den Lichtsinn bei Wirbellosen Tieren(Archiv für Augen heilkunde - Band 64 (Ergäzungheft) 1909.)

Von HESS (C.) : Ueber eine neue Methode zur Untersuchung des Lichtsinnes bei Krebsen,(Archiv für vergleichend. Ophtalmol. 4, 1914.)

KING (Edwin W.) and RILEY (R.C.) : Effect of light on the temperature preferendum of Larvea of the mexican bean Beetle, Epilachna varivestis, (Annals of the entomological society of America. 53, 5, Sept. 1960.)

LOEB (J.) : The control of heliotropic reaction in fresh water Crustaceans by chemicals especially C02.(Univ. Calif. Publications in Physiol.2,1904.)

LOEB (J.) : Chemische Konstitution und Physiologische Wirksamkeit von Alkoholen und Säuren Biochem.(Zeit. 23, 1909.)

MANQUAT (M.) : Sur la théorie des tropismes dans le comportement animal . (Thèse Faculté des Sciences Nancy 1921.)

MAST (S.O.) : Photic orientation in insects with special references to the drone-fly Eristalis tenax and the robberfly Erax rufibarbis. (Journ. Zool. 1923; 38, p.109.)

MAC EWEN (R.S.) : The reactions to light and to gravidity in Drosophile and its mutants(Journal of exp. Zoology, 1918, 25, p.49.)

MEDIONI (J.) : Contribution à l'étude psycho-physiologique et génétique du phototropisme d'un insecte : Drosophila melanogaster Meigen (Thèse pour le doctorat ès-sciences naturelles Strasbourg 1961.)

MERKER (E.) : Sehen die Daphnien ultraviolettes Licht?.(Zool. Jahrbuch Phys. XLVIII,1931.)

MOORE (A.R.) : Concerning negative phototropismus in Daphnia pulex(Journal of Exp. Zoology 13, 1912.)

NAGANO (Tametake) : The behavi our of Crustacea exposed to coloured light (Bull. of the marine Biological station of Asamushi (VII, 234, 1955)

PARDI (L.) et PAPI (F.) : Kinetic and tactic responses.- in : The physiology of Crustacea, edited by T.H. Waterman,(1961, t.2, p.365.)

PETERS (E.) : Vergleichende Untersuchungen über den Lichtsinn einheimischer Cladocerenarten(Zoolog. Jahrbuch Physiol. 1927.)

PERTUNNEN (V.) : Effect of temperature on the light reactions of Blasto phagus piniperda. Suomen Hyonteisttieteellinen Aikakauskirja -(Annales Entomologici Fennici 25, N°2, 1959.)

PIERON (H.) : L'adaptation aux obscurations répétées comme phénomène de mémoire chez les animaux inférieurs. La loi de l'oubli chez la Limnée. (Archives de Psychologie 1909, 9, p.39.)

PRECHT (H.) : Ueber den Auf - und Abstieg bei der Luft-Atmung von Wasserinsekten -(Zool.Anz. 1941, 133, p.20.)

PRECHT (H.) : Das Taxis-Problem in der Zoologie.-(Z.wiss.Zool. 1942, 156,p.1)

RADL (E.) : Ueberden Phototropismus einiger Arthropoden.(Biol.ZentralBlatt 1901,) 21.

RICHARD (G.) : Le phototropisme du Termite à cou jaune Calotermes flavicolis et ses bases sensorielles.(Annales de Sciences Naturelles de Zoologie. 1950, 12, p.485.)

- Etude de Dynamique nerveuse chez les Insectes -(Bulletin de la Société zoologique de France, 1959, 84, p.232.)
- Les comportements élémentaires : Réflexes et tropismes ; -(L'Encyclopédie française. Tome IV, fascicule 2, p.483, Paris 1960.)

RIMET (M.) : La phototaxie polyphasique de Daphnia pulex de Geer. (Journal de Physiologie 1960, 52, p.769.)

ROSE (M.) : Sur quelques tropismes (Daphnia longispina) -(C.R. Acad. Sciences Paris 1909.)

- Contribution à l'étude de la Biologie du plancton.(Thèse de la Faculté des Sciences de Paris, 1925.)

RINGELBERG (J.) : The positively phototactic reactions of Daphniamagna Straus- a contribution to the understanding of diurnal vertica migration-(Netherlands Journal of Sea research ; 2, 3, 1964, 319-406.)

SCHALLEK (W.) : The reactions of certain Crustacea to direct and to diffuse light. (The biological Bulletin, Vol.84, Number 1,1943,(98-105).)

SCHULZ (H.) : Ueber die Bedeutung des Lichtes im Leben niederer Krebse (Daphnien)(Z. für vergleichende Physiologie 1928.)

THINES (G.L.) and MARSHALL (N.B.) : Studies of the brain sense organs and Light sensitivity of a blind cave fish (typhlogarra widdowsoni) from Iraq(Proc. Zool. Soc. Lond. Vol.131 Part. 3, pp. 441-456.)

THINES (G.L.) : Beobachtungen über die Phototaxis und Thermotaxis des blinden Höhlenfisches Caecobarbus geertsi (Cyprinidae) ;(Expérientia, Vol.XIV, 10, 1958, p.381.)

TOWLE (E.) : A study in the heliotropism of cypridopsis.(American Journal of Physiology, III 1900.)

TUCOLESCO (J.) : La dynamique de la larve de Tenebrio molitor et la théorie des tropismes.(Bulletin biologique France-Belgique. 1933, 67, p.480.)

VIAUD (G.) : Sur le phototropisme des Daphnies. Rôle de la mémoire dans le phototropisme -(C.R. Acad. Sciences 1932, 195, p.496.)
VOWLES (D.M.) : The orientation of arts : 1) the substitution of stimuli. Journal of experimental Biology (1954) 3, p.34.)
WALTER (H.E.) : The reactions of Planarians to light -(J. of exp. Zoology 1907, 5, p.135.)
YERKES (R.M.) : Reactions of Entomostraca to stimulation by light, 1,(American Journal of Physiology III, 1900.)

APPENDICE

Il s'agit d'exprimer les lois mathématiques donnant la valeur de l'éclairement en un point donné du milieu aquatique, en fonction de la distance de ce point à la source.

En flux parallèle, il existe, comme on le sait, une loi mathématique très simple qui est la loi de Berr-Lambert. Nous devrons étudier de quelle façon cette loi et la loi de diminution de l'éclairement en raison inverse du carré de la distance s'ajoutent ou se retranchent selon que nous aurons affaire à un flux lumineux divergent ou convergent :

1°) - En flux divergent

Désigons par M_1 et M_2 deux positions différentes du même animal assimilé à un même point par rapport à la source lumineuse ponctuelle F. Désignons par r_1 et r_2 les rayons correspondant

et r_2 les rayons vecteurs correspondants, par φ_1 et φ_2, le flux en M_1 et M_2 par e_1 et e_2 les éclairements aux mêmes points pour un pinceau lumineux élémentaire délimité par un petit angle solde infinitésimal $d\Omega$. Cet angle solide découpe, par l'intersection avec deux plans perpendiculaires à la direction de la lumière, deux surfaces élémentaires $d\sigma_1$ et $d\sigma_2$, en M_1 et M_2 respectivement. Si on désigne par K la densité optique on peut écrire :

$$(1) \quad \begin{array}{l} \varphi_1 = \varphi_o e^{-k r_1} \\ \varphi_2 = \varphi_o e^{-k r_2} \end{array} \qquad (\varphi_o \text{ étant la valeur du flux en F.})$$

en vertu de la loi de Berr-Lambert. Cependant on peut écrire aussi :

$$(2) \quad \frac{\varphi_2}{d\sigma_2} = e_2 \quad \text{et} \quad \frac{\varphi_1}{d\sigma_1} = e_1 \qquad (3) \text{ c'est à dire: } \frac{\varphi_2}{\varphi_1} = \frac{\varphi_2}{\varphi_1} \times \frac{d\sigma_2}{d\sigma_1} \quad (4)$$

Or le rapport des surfaces élémentaires se situe dans le mme ordre de grandeur que le rapport des carrés des rayons vecteurs :

$$(5) \quad \frac{d\sigma_2}{d\sigma_1} = \left(\frac{r_2}{r_1}\right)^2 \qquad \text{On peut donc écrire : (6)} \quad \frac{\varphi_2}{\varphi_1} = \frac{\varphi_1}{\varphi_2} \left(\frac{r_1}{r_2}\right)^2$$

Repportons - nous aux relations (1), on peut écrire en divisant membre à membre:

$$(7) \quad \frac{\varphi_2}{\varphi_1} = e^{-k(r_2 - r_1)}$$

Eliminons φ_2/φ_1 entre les relations (6) et (7) ; on obtient :

$$\frac{e_2}{e_i} = \left(\frac{r_1}{r_2}\right)^2 e^{-k(r_2 - r_1)} \qquad (8)$$

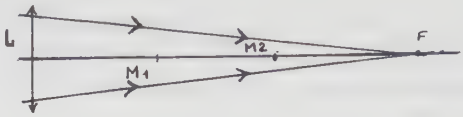
Il convient de ne pas confondre e_1 et e_2 qui sont des valeurs d'éclairement avec e, qui est la base des logarithmes népériens. Comme on le voit, la relation (8) est une relation générale. Si on rejette F à l'infini, le rapport $\frac{r_1}{r_2}$ tend vers l'unité tandis que $(r_2 - r_1)$ est constant. On retombe sur le cas du flux parallèle obéissant à la loi de Berr-Lambert. Si par contre, F restant à une distance finie, on prend pour la densité optique une valeur nulle, on a :

$$e^{-k(r_2 - r_1)} = e^o = 1, \quad \text{et on a :} \quad \frac{e_2}{e_1} = \left(\frac{r_1}{r_2}\right)^2$$

C'est la loi bien connue de l'éclairement en raison inverse du carré des distances.

2°) - En flux convergent (Expériences de SPOONER.)

Le problème est un peu plus complexe en flux convergent. Désignons la distance focale par F et par φ_L la valeur du flux d'un pinceau élémentaire en L (lentille convergente). On peut écrire, toujours en



vertu des relations de Berr-Lambert :

$$(1)\begin{cases}\varphi_1 = \varphi_2 e^{-k(F-r_1)}\\ \varphi_2 = \varphi_L e^{-k(F-r_2)}\end{cases}$$

et comme précédemment : (2) $\frac{\varphi_2}{d\sigma_2} = e_2$

En divisant membre à membre les relations (2), on obtient : $\frac{\varphi_1}{d\sigma_1} = e_1$

$$\frac{\varphi_2}{\varphi_1} = \frac{e_2}{e_1} \times \frac{d\sigma_2}{d\sigma_1} = \frac{e_2}{e_1} \times \left(\frac{r_2}{r_1}\right)^2 \qquad (3)$$

Si maintenant on divise membre à membre les relations (1), on obtient :

$$(4) \qquad \frac{\varphi_2}{\varphi_1} = e^{-k(r_1 - r_2)}$$

Eliminons φ_2/φ_1 entre les relations (3) et (4), on obtient :

$$\frac{e_2}{e_1} \times \left(\frac{r_2}{r_1}\right)^2 = e^{-k(r_1 - r_2)} \qquad \text{ou bien } \frac{e_2}{e_1} = \left(\frac{r_1}{r_2}\right) e^{-k(r_1 - r_2)} \qquad (5)$$

On observe la symétrie des formules obtenues respectivement en flux convergent et en flux divergent. Seules diffèrent les parties exponentielles (elles sont symétriques l'une de l'autre).

On peut évaluer l'éclairement du point M, en fonction de l'élongation que nous désignerons par x. Il suffit de remplacer e_2 par e_x et e_1 par K , r_1 par l'unité et r_2 par x. On obtient :

a)En flux divergent

$$e_x = \frac{K}{x^2} e^{-k(x-1)} \qquad x \text{ peut varier de } 0 \text{ à } +\infty$$

b)En flux convergent

$$e_x = \frac{K}{x^2} e^{-k(1-x)} \qquad x \text{ peut verier entre } 0 \text{ et } F$$

En flux divergent, répétons-le, il n'y a pas de problème, étant donné que les deux effets (les deux lois mathématiques de diminution de l'éclairement) s'ajoutent. En flux convergent ils se retranchent et la loi mathématique qui en résulte nécessite

donc une discussion. Reprenons e_x ; cette valeur de l'éclairement en fonction de x doit constamment décroître lorsque la variable x passe de 0 à F. Autrement dit e_x doit être une fonction monotone décroissante de x . En effet, nous devons nous placer dans des conditions expérimentales aussi simples que possible. Nos résultats seraient imprécis et difficiles à interpréter s'il en était autrement.

Pour que x soit une fonction monotone décroissante de x entre 0 et F, il faut que sa dérive e'_x soit constamment négative entre les mêmes limites. Calculons cette dérivée e'_x

$$e'_x = \frac{-2K}{x^3} e^{-k(1-x)} + \frac{kK}{x^2} e^{-k(1-x)}$$

$$= e^{-k(1-x)} \times \left(\frac{kKx - 2K}{x^3} \right) = Kx \frac{kx-2}{x^3} e^{-k(1-x)}$$

Considérons cette dérivée. K qui représente un éclairement constant est toujours positif. L'exponantielle $e^{-k(1-x)}$ est toujours positive quelle que soit la valeur de x. Or x est essentiellement positif, donc x^3 l'est aussi. La discussion porte donc en fait sur (kx-2). Il faut donc que $(Kx-2) < 0$ c'est-à dire $kx < 2$, et comme k est toujours positif on peut écrire que $x < \frac{2}{k}$

A cette condition e_x sera constamment décroissante en fonction de x.

Calculons k la densité optique : Nous avons vu que dans notre cuve longue de 60 cms, l'absorption d'un milieu aquatique normal est de moitié. Autrement dit, si $\varphi_x = \varphi_0 e - kx$ (φ_x étant le flux après l'épaisseur traversée x et φ_0 le flux à l'entrée de la cuve,) on peut écrire :

$$\varphi_{60} = \varphi_0 e - k\,60 \text{ ou bien } \varphi_{60} / \varphi_0 = 1/2 = e - k\,60$$

Notons en passant que l'équation aux dimensions de la densité optique est :

$|k| = |L| - 1$ (C'est l'inverse d'une longueur autrement dit)

on peut écrire :

$$\frac{1}{k} = \frac{60 \times 0,43429}{0,30103} = 86 \text{ cms.} \qquad \text{Log}_e 2 = \log_{10} 2 \times \frac{1}{0,43429} = \frac{0,30103}{0,43429} = 60\,k$$

Si on se reporte à la relation (8) on doit avoir :

$x < 2 \times 86$ cm. ou $x < 1,72$ m.

Il va de soi qu'avec une cuve de 60 cms de longueur, nous devons nécessairement avoir une lentille convergente ayant une distance focale inférieure à 60 cms pour étudier les phénomènes, fort intéressants, qui se manifestent au niveau du plan focal. Pour que x soit toujours inférieur à 1,72 m, il suffit de choisir une lentille ayant une distance focale inférieure à 1,72 m ($F < 1,72$), ce qui est manifestement réalisé. La lentille que nous avons choisie avait une distance focale de 14 cms dans l'atmosphère et de 18 cms dans le milieu aquatique en raison de l'indice de réfraction de l'eau.

Nous avons donc toujours eu, dans l'expérience de SPOONER, une variation monotone de l'éclairement en fonction de la distance de l'animal à la source, autrement dit des conditions aussi simples que possible .

DEUXIEME THESE

LES PRINCIPALES REACTIONS MOTRICES A LA LUMIERE

Vu et permis d'imprimer
Montpellier, le 22/11/65
ecteur de l'Académie de Montpellier
Signé : RICHARD

Vu et approuvé
Montpellier, le 17/11/65
Par le Doyen de la faculté des Sciences
L'assesseur
Signé : JOUTY

SOMMAIRE

Avant-propos 3
INTRODUCTION 5

MATERIEL ET SUBSTANCES 11
1) Matériel vivant. 11
2) Appareillages. 11
3) Substances pharmacodynamiques. 16

METHODES EXPERIMENTALES 17

1) Observation et description des phénomènes 17
2) Définition conventionnelle des grandeurs remarquables 17
a) Indice de photopositivité.
b) Indice de dispersion.

3) Etude du comportement en fonction de l'heure. 20
a) Généralités.
b) Mode opératoire.
c) Répartition statistique initiale et son rôle.

4) Variations statistiques après obscuration. 22

5) Etude du Réflexe photodorsal. 23

6) Etude de la photocinèse dans le cas où la lumière excitatrice traverse le dioptre horizontal air/eau. 23

7) Etude de l'influence de l'intensité lumineuse sur la photocinèse. 24
a) Considérations générales.
b) Variations de la photopositivité apparente en fonction de l'intensité de la lumière excitatrice.
c) Variations des modalités de la photocinèse en fonction de la lumière excitatrice.
d) Etude du comportement d'individus préalablement désadaptés à toute lumière par obscuration prolongée.

8) Etude du comportement en fonction du gradient d'intensité lumineuse. 27
a) Dans un champ parallèle à gradient nul.

A) Dans un tube de Viaud modifié, avec courant d'eau.
B) Dans une cuve-canal circulaire, large et à fond plat.
b) En lumière convergente et divergente (Expérience de SPOONER.)
c) En lumière parallèle (Rôle de la densité optique)

9) Modes d'utilisation des substances pharmacodynamiques propres à modifier la photocinèse. 33

ETUDE SOMMAIRE DE L'ANATOMIE SENSORIELLE. 35

RESULTATS. 38

1) Description des différents types de comportement chez des animaux adaptés à une lumière diurne normale. 38

A) Description des phénomènes en fonction de l'orientation axiale et du sens du déplacement. 38

a) La progression normale.
b) La Rétroprogression.
c) La Rétrogradation.
d) Observations complèmentaires sur les trois modes de progression.

B) Variétés de photocinèse. 39
a) Comportement photopositif monotone.
b) Comportement polyphasique.

C) Etude du Mécanisme des mouvements d'orientation axiale et de la photocinèse. 40

2) Description du comportement d'individus complètement désadaptés à la lumière. 42

3) Indépendance de la position de stabilisation par rapport à sa position initiale. 42

4) Variations des répartitions statistiques au cours de la journée. 44
a) Existence d'un rythme nycthéméral de photopositivité.
b) Remarque.

5) Importance du Réflexe photodorsal. 48
a) Observations générales
b) Cas d'inhibition du réflexe photodorsal.

1°)En lumière diffuse.
2°)Inhibition saisonnière.
3°)Par la Chlorpromazine.
4°)Par obscuration.
5°)Par sommation de tous les facteurs d'inhibition.

c) Sinuosité des déplacements en lumière oblique.

6) Influence de l'intensité lumineuse excitatrice sur la photopositivité apparente en période de stabilisation. 53
a) Cas d'individus adaptés à une lumière du jour normale.
b) Cas d'individus préalablement désadaptés à toute lumière par obscuration prolongée.

7) Modalités de comportement à l'échelle individuelle dans un champ lumineux à gradient nul. 58

a) Dans un tube de Viaud modifié.
b) Dans une cuve-canal circulaire à fond

8) Influence du gradient d'intensité lumineuse sur les principales modalités de déplacement. 62
a) Dans un champ lumineux à flux convergent et divergent.
b) En flux parallèle (variations de la densité optique du milieu.
1°)Action de la densité optique sur la photopositivité des phases.
2°)Action de la densité optique sur l'indice de dispersion
3°)Comportement d'animaux désadaptés à la lumière.

9) Variations des modalités de la photocinèse sous l'influence des substances pharmacodynamiques. 68
a) Action excitante (ou inhibitrice) de la Génostrychnine.
b) Action inhibitrice d'une substance neuroleptique (la Chlorpromazine).

INTERPRETATION DES RESULTATS 71

1) Commentaire sur la Nature et l'Etiologie des phénomènes. 71

2) Degré de validité de l'équilibre statistique. 74

3) Considérations sur l'induction du rythme de photopositivité par le milieu écologique. 75
a) Rôle de l'alternance naturelle des jours et des nuits dans la production du rythme nycthéméral.
b) Existence probable d'un rythme saisonnier de capacité photopathique.

4) Explication du Réflexe photodorsal comme type de comportement adaptatif. - Sommation des facteurs d'inhibition - 77

5) Liaisons entre l'orientation axiale, la photocinèse et la photoréception. 80
a) Cas d'adultes.
b) Cas d'individus jeunes.
c) Conclusion : Existence d'un "Réflexe de symètrie" chez les adultes.

6) Rôle important du processus d'adaptation ou de désadaptation au cours de la photocinèse. 83
a) Cas d'animaux adaptés à une lumière du jour normale.
b) Etude du comportement d'animaux préalablement désadaptés.
c) Conclusion.

7) Rôle déterminant des parois transversales dans le déclenchement du polyphasisme. 87

8) Liens étroits entre la valeur du stimulus-signe et le milieu écologique antérieur. 91

9) Considérations sur l'influence des variations de la densité optique dans les déplacements de populations. 95

10) Commentaires sur l'action des substances pharmacodynamiques.
a) Généralités.
b) Analogies entre l'action des excitants pharmacodynamiques et celle d'excitants d'autres natures.
c) Analogie entre les substances neuroleptiques et d'autres facteurs d'inhibition.
d) Conclusion.

CONCLUSIONS 103

BIBLIOGRAPHIE. 111

APPENDICE. 115

Imp. Occitane Montpellier